Николас Тинберген
Социальное поведение животных



Н. Тинберген. Социальное поведение животных.
М.: Мир, 1993.
Перевод с английского Ю.Л. Амченкова
Под редакцией Акад. РАН П.В. Симонова
Social Behaviour In Animals With Special Reference To Vertebrates
By N.Tinbergen
Lectures In Animal Behaviour In The University Of Oxford
First published in 1953

Николас Тинберген
Социальное поведение животных

Предисловие редактора перевода

Предлагаемую вниманию читателей книгу Николаса Тинбергена (1907–1988) «Социальное поведение животных» можно с полным основанием считать одним из классических руководств, посвященных относительно новой области современных биологических знаний, – этологии. Именно в этом качестве книга, многократно переиздававшаяся с 1953 г., не утратила своей познавательной ценности для русскоязычной аудитории.

Признанием значения этологии как специальной отрасли естествознания явилось присуждение автору книги совместно с Карлом фон Фришем и Конрадом Лоренцем Нобелевской премии по физиологии и медицине за 1973 г. Этология – наука о сложных формах поведения животных в естественной для них среде обитания. Такого рода исследования в значительной мере построены на наблюдениях, но отнюдь не сводятся к ним, обладая всеми характерными признаками научного подхода, т.е. формулировкой гипотез, подлежащих тщательной проверке.

Н. Тинберген подробно перечисляет методы, используемые этологами для получения достоверных знаний о закономерностях и механизмах поведения. Во-первых, это – повторные наблюдения, уточняющие реальность существования и детали ранее зарегистрированных фактов. Они ведутся с помощью разнообразных укрытий, средств дистанционного слежения, фото- и киносъемки. Полученные таким образом данные проверяются в экспериментах, где, например, естественные цветы заменяются различно окрашенными чашками с сиропом, а живые существа – макетами с окраской, характерной для видоспецифичных стимулов – «релизеров», способных вызвать генетически детерминированную реакцию. В необходимых случаях эксперимент организуется в условиях относительной полусвободы животных: в зоопарках, аквариумах и океанариях. Таким образом, современный этологический эксперимент весьма существенно отличается от любознательности непрофессиональных любителей природы и позволяет говорить об этологии как о науке в общепринятом смысле слова.

Социальное поведение Н. Тинберген определяет как взаимодействие между особями одного и того же вида, специально подчеркнув, что не всякая групповая активность будет социальной. Совместный полет бабочек к источнику света или общее бегство животных от лесного пожара не могут быть названы «социальным поведением». Биологическая ценность последнего в том, что оно позволяет решать адаптивные задачи, непосильные для отдельно взятой особи. Только точная и взаимная синхронизация действий брачных партнеров приводит к оплодотворению. Трудно себе представить выживание беспомощного молодняка без родительской заботы о нем. Зоосоциальные сигналы опасности и совместное нападение на врага обеспечивают эффективную защиту от охотящихся хищников, а внутригрупповая иерархия исключает негативные последствия схваток при каждом дележе пищи.

Длительный процесс эволюции сделал проявления социального поведения внешне столь целесообразными, что они кажутся разумными поступками и позволяют предполагать у животных некое подобие рассудочной деятельности. Примером может служить замена брачных, территориальных и иерархических драк демонстрацией угрожающих действий или поз подчинения. Однако тщательный анализ обнаруживает их врожденную запрограммированность. Так, крик, служащий коммуникативным сигналом опасности, птица издает и в полном одиночестве, когда ей некого предупреждать о возникшей угрозе.

Поскольку свои исследования Н. Тинберген проводил на птицах, рыбах и насекомых, он имел дело в основном с инстинктивными, врожденными формами социального поведения. Но и на этом уровне автор не мог не столкнуться с примерами этологической

пластичности, а также взаимодействия врожденных и приобретенных свойств.

Дело в том, что реализация генетически запрограммированных реакций подчас решающим образом зависит от текущего функционального состояния животного. Например, реакция на яйцо (поведение насиживания) определяется гормональным статусом птицы, содержанием в ее крови секретируемого гипофизом гормона – пролактина. Важен и возраст животного. Выдающемуся советскому физиологу Л. А. Орбели принадлежит стройная, всесторонне аргументированная концепция постнатального дозревания врожденных безусловных рефлексов под влиянием и при взаимодействии с условными.

Многочисленные примеры вмешательства условных рефлексов в реализацию безусловных приводит в своей книге и Н. Тинберген. Когда паре цихловых рыб подменили мальков, рыбы стали заботиться о «приемышах», относящихся к другому виду, но одновременно питаться мальками своего. При следующем нересте они съели собственных мальков. Многие животные (особенно млекопитающие) реагируют на видоспецифичные «релизеры» только знакомой особи, а пчелы и шмели начинают собирать нектар только с определенного вида растений. Еще более сложные функциональные перестройки наблюдаются в сообществах с узкой специализацией членов. Если из улья удалить пчел-сборщиц нектара, то за ним станут летать те особи, которые раньше были заняты кормлением личинок. Заметим, что в исследование взаимодействия врожденных и индивидуально приобретаемых факторов поведения большой вклад внесли советские ученые: физиолог П. К. Анохин, генетик Д. К. Беляев, зоолог М. С. Гиляров и др.

Н. Тинберген завершает свое увлекательное изложение кратким очерком эволюции зоосоциального поведения. Он справедливо полагает, что поражающие нас своей кажущейся целесообразностью поведенческие акты вначале носили случайный характер, но позднее были закреплены естественным отбором. Например, материалом для формирования движений-«релизеров» могли послужить проявления смещенной активности, возникающей при конфликте мотиваций. Так, при одновременной активизации половой потребности и агрессивности птица начинает яростно щипать траву, т.е. осуществлять действие, характерное для пищедобывательного поведения, хотя пищевая мотивация в данном случае отсутствует.

Что касается эволюционного происхождения альтруистического поведения, то его основу составляет так называемый отбор родичей, при котором гибель отдельных особей обеспечивает сохранение генов близкородственных им организмов. Вот почему говорить об альтруизме в человеческом смысле допустимо только в том случае, когда речь идет о помощи «неродным» существам. Согласно современным представлениям, альтруистическое поведение у людей определяется двумя основными мотивациями: механизмом сопереживания, сочувствия и потребностью следовать этическим нормам, принятым в обществе.

На примере альтруизма мы хотим подчеркнуть ту величайшую осторожность, которую следует проявлять при сопоставлении социального поведения животных и человека, наделенного сознанием и феноменом культурного (негенетического) наследования. Об этих принципиальных различиях неоднократно упоминает в своей книге и Н. Тинберген. Сказанное ни в коей мере не умаляет значения этологических концепций не только для науки о поведении животных, но и для человековедения, для проникновения в биологические корни антропосоциогенеза. Вот почему нам хочется закончить свое предисловие словами И. П. Павлова:

«Нет никакого сомнения, что систематическое изучение фонда прирожденных реакций животного чрезвычайно будет способствовать пониманию нас самих и развитию в нас способности к личному самоуправлению» (Павлов И. П., Двадцатилетний опыт изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М.: Наука, 1973, с. 240).

П. В. Симонов

Предисловие

Эта книга не ставит перед собой целью исчерпывающим образом перечислить известные факты. Ее задача состоит скорее в биологическом подходе к феномену социального поведения. Такой подход четко прослеживается в исследованиях Лоренца. Для него характерны упор на неоднократные и тщательные наблюдения за колоссальным разнообразием происходящих в природе социальных взаимодействий, на одинаково пристальное внимание к трем важнейшим биологическим проблемам: функции, причинности, эволюции, – упор на правильную последовательность описания явления и его качественного и количественного анализа и, наконец, на непрерывное переосмысление данных.

Особенности этого подхода наряду с недостатком места определили содержание книги. Ограниченный ее объем привел к отказу от большого числа описаний. Например, здесь не обсуждается объемистая работа Дегенера о различных типах агрегации животных. Не рассматриваются в деталях и высокоспециализированные «государства» общественных насекомых, поскольку существует ряд прекрасных обзоров, посвященных исключительно этому вопросу.

Природа выбранного подхода привела к принципиальному отличию книги от других работ по социальному поведению. С одной стороны, я кратко коснулся некоторых проблем, которые гораздо подробнее рассмотрены моими коллегами. Так, публикации Алли посвящены в основном различным преимуществам, получаемым животными от жизни в стае, в них мало говорится о феноменах, на которых основано социальное взаимодействие, а если они и упоминаются, внимание концентрируется исключительно на «порядке клевания» – интересном, но не главном аспекте социальной организации. Другие специалисты, на мой взгляд, незаслуженно большую роль приписывают передаче пищи от одной особи другой; хотя и признано, что это входит в число факторов развития определенных социальных отношений, речь идет опять же всего лишь об одном из элементов широкого комплекса феноменов. Наконец, накоплено огромное количество часто не связанных между собой аналитических данных, полученных в лабораторных условиях, о которых на сегодняшний день невозможно сказать, как они соотносятся с нормальной жизнью исследованных видов.

С другой стороны, я придавал огромное значение формулировке важнейших проблем, показу их связей между собой и с другими, более специальными и подчиненными проблемами. Эта задача вместе с необходимостью описания многих новых фактов, выяснившихся в ходе «натуралистических» наблюдений, и также первых попыток их качественного анализа потребовала много места. Кроме того, мне хотелось сформулировать и обсудить некоторые новые теории, которые мне кажутся важными в связи с их большой эвристической ценностью. Так, достаточно детально представлены значение внутривидовых драк, причинно-следственные связи во время угрожающего поведения и ухаживания, функции релизеров и другие проблемы, пониманию которых во многом способствовал упомянутый новый подход; я попытался найти их истинное место в сложной системе устоявшихся представлений о предмете.

Я старался излагать свои мысли так, чтобы за ними могли без труда и с интересом следить даже непрофессионалы. Надеюсь, это пойдет на пользу будущим исследованиям, поскольку, на мой взгляд, наша молодая наука может получить много полезного от работ любителей.

Я глубоко признателен доктору Майклу Аберкромби и Дезмонду Моррису за их ценные критические замечания и просмотр текста, доктору Л. Тинберген за ряд сделанных иллюстраций, а также издательству «Oxford University Press» за разрешение использовать здесь несколько рисунков из моей книги «The Study of Instinct». Большое спасибо также доктору Хью Котту за разрешение воспроизвести рис. 61 и доктору Брайану Робертсу за возможность использовать его прекрасный снимок пингвинов, приведенный на вкладке 5.

Глава 1. Введение

Суть вопроса

Если скворцов, живущих стаями, мы уверенно называем социальными животными, а сокол-сапсан, охотящийся зимой над заливом, птица как будто одиночная, значит, термин «социальный» указывает на то, что речь идет явно не об одной особи. Их не обязательно должно быть много. «Социальными» я буду в дальнейшем называть многие особенности поведения, проявляемые всего парой взаимодействующих индивидов.

Однако социальность свойственна не всем агрегациям животных. Когда летней ночью тысячи насекомых собираются вокруг лампы, их поведение не обязательно социальное. Возможно, они прилетели поодиночке, и их скопление в данном месте – явная случайность, результат того, что каждая особь привлекается одним и тем же светом. Однако скворцы, совершающие зимними вечерами свои поразительные воздушные маневры, перед тем как спуститься на ночевку, – действительно реагируют друг на друга. Они следуют один за другим в таком правильном порядке, что может даже возникнуть мысль о сверхчеловеческой способности к общению. Значит, совместные действия, основанные на взаимном реагировании, – еще одна особенность социального поведения. Этим зоосоциология отличается от фитосоциологии[1], изучающей все феномены, возникающие при совместном произрастании растений, независимо от того, влияют они друг на друга или просто оказались вместе в результате одинаковой реакции на одни и те же внешние факторы.

Влияние, оказываемое социальными животными друг на друга, не сводится к простому взаимному привлечению. Агрегация обычно лишь прелюдия к более тесному сотрудничеству, т.е. совместному совершению тех или иных действий. В случае скворцов такое сотрудничество очевидно – они вместе летают, выполняя одинаковые повороты, некоторые могут издавать предупреждающие крики, на которые другие реагируют, бывает, что они объединяются, чтобы отразить атаку ястреба-перепелятника или сокола-сапсана, когда сбившись плотной массой, поднимаются над хищником. За совместными полетами самца и самки в сезон размножения может следовать длительный период тесного и сложного сотрудничества во время спаривания, строительства гнезда, высиживания и выращивания птенцов.

Таким образом, изучение социального поведения – это изучение сотрудничества между особями. Их может быть две или более. В стае скворцов это сотрудничество иногда объединяет тысячи особей.

Говоря о сотрудничестве, мы всегда явно или неявно подразумеваем его цель, т.е. предполагаем, что оно для чего-то служит. Эта проблема «биологического смысла», или «функции» жизненных процессов, – одна из наиболее популярных среди исследователей. Она возникает при изучении физиологии особи и каждого из ее органов. С другой стороны, на более высоком уровне интеграции она существует и в зоосоциологии. Если физик или химик не стремится понять цели исследуемых феноменов, биолог должен это делать. Естественно, «цель» понимается здесь в узком смысле слова. Это не значит, что биолог больше озабочен вопросом, зачем вообще нужна жизнь, чем физик – конечной целью существования материи и движения. Однако сама природа живого, его неустойчивость заставляют спрашивать: почему организмы не разрушаются под действием присутствующих повсюду враждебных влияний среды? Как им удается выживать, поддерживать свое существование и производить себе подобных? Цель, задача или смысл биологических процессов в этом узком понимании – сохранение особи, группы и вида. Сообщество индивидов должно поддерживать свое существование, защищаться от распада не меньше, чем отдельный организм, который, как следует из самого этого термина, является

[1] В советской литературе в качестве эквивалентного используется термин «фитоценология». – *Прим. пер.*

сообществом собственных частей – органов, а также частей органов, частей органов и т. д. Если физиолог задается вопросом, как индивиду, органу или клетке удается сохранить себя в ходе организованного взаимодействия своих составляющих, зоосоциолог должен спрашивать себя: как членам группы – индивидам – удается сохранять группу.

В этой главе я прежде всего для ясности приведу ряд примеров групповой жизни нескольких видов животных. Затем в следующих главах проанализирую, какие функции особей при социальном поведении приносят пользу другим индивидам или группе в целом. После этого я рассмотрю, каким образом организовано сотрудничество. Два этих аспекта, т.е. функция и причинно-следственная обусловленность социального поведения, будут обсуждаться применительно к нескольким его типам: взаимодействию половых партнеров, семейной и групповой жизни, дракам между особями. В результате шаг за шагом мы подойдем к социальным структурам. Поскольку такие структуры почти всегда временные, придется рассмотреть, как они возникают. Наконец, следует попытаться понять пути развития современных типов социальной организации в ходе долгой эволюции организмов.

Серебристая чайка *(larus argentatus)*

Всю осень и зиму серебристые чайки живут стаями. Стайно питаются, мигрируют, спят. Если наблюдать изо дня в день за серебристыми чайками, занимающимися поиском пищи, можно заметить, что, как правило, их собирает вместе не общая реакция на внешний фактор типа обильной пищи. Одна из известных мне групп чаек обычно кормилась земляными червями на лугах, причем день – на одном лугу, другой – на другом. В обоих этих местах червей было предостаточно, и ничто не говорило о том, что чайки меняют место кормежки из-за недостатка пищи. В самом деле, существенно сократить популяцию земляных червей очень нелегко! Когда отдельные чайки прибывали на кормовой участок, они всегда собирались вместе и не садились поодиночке на удаленные от стаи места луга. Их привлекали именно другие чайки.

Птицы в стае реагировали друг на друга различным образом. Если подойти к ним слишком близко, некоторые чайки перестают питаться, вытягивают шею и пристально смотрят на вас. Вскоре то же самое делают другие. Наконец, вся стая стоит, уставившись на пришельца. Затем одна из чаек может издать крик тревоги – ритмичное «га-га-га» – и тут же взлететь. За ней немедленно последуют другие, и в результате вся стая снимется с места. Реакция почти одновременная. Конечно, не исключено, что это результат их одновременной реакции на вас как на внешний фактор, запускающий такое поведение. Однако довольно часто, например когда вы подкрадываетесь к ним под покрывалом, обнаружить вас способны только одна-две птицы, после чего видно, как их поведение – вытягивание шеи, крик или внезапный взлет – влияет на других, которые, возможно, и не заметили опасности сами.

Весной вся стая прилетает на гнездовые участки в песчаных дюнах. Когда птицы, покружив некоторое время в воздухе, опускаются на землю, они разделяются на пары, занимающие отдельные территории в пределах колонии. Однако пары образуют не все особи, многие объединяются, так сказать, в «клубы». Продолжительное изучение меченых особей показало, что новые пары формируются в таких клубах, причем инициативу здесь берут на себя самки. Оставшаяся без партнера самка приближается к самцу особым образом. Она втягивает шею, направляет клюв вперед и слегка вверх, а затем, расположив тело горизонтально, медленно кружит вокруг выбранного самца. Тот может реагировать двумя способами: либо начинает с важным видом оборачиваться и нападать на других самцов, либо издает протяжный крик и отходит вместе с самкой. Тогда она часто начинает выпрашивать у него корм, своеобразно подергивая головой. Самец реагирует на такое выпрашивающее поведение, отрыгивая часть проглоченной пищи, которую самка жадно съедает (рис. 1). В начале сезона размножения это может быть просто «флирт», не завершающийся серьезной связью. Однако обычно птицы в таких парах привязываются друг к другу, что ведет к заключению прочного союза. Когда он возник, делается следующий шаг: поиск места для

гнезда. Птицы покидают клуб и выбирают собственную территорию в пределах занятого колонией пространства. Здесь они начинают строить гнездо. Оба партнера собирают гнездовой материал и переносят его к облюбованному месту, где, усаживаясь по очереди на землю, выкапывают ногами что-то вроде мелкого колодца, который выстилают травой и мхом.

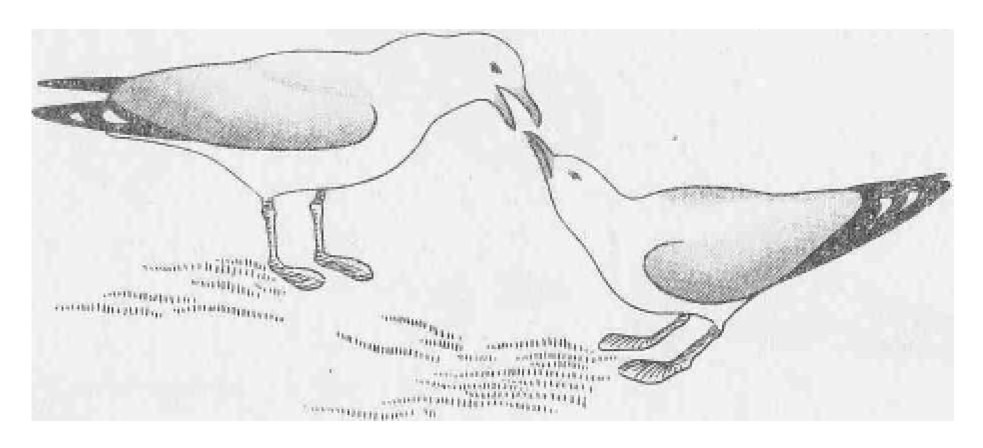


Рис. 1. Самец серебристой чайки *(слева)* готовится кормить самку

Раз или два в день птицы спариваются. Этому всегда предшествует долгая церемония. Оба партнера начинают подергивать головой, как будто выпрашивают корм. Разница с «кормлением ухаживания» заключается в том, что такие движения делают и самец, и самка. Спустя некоторое время самец начинает постепенно вытягивать шею, вскоре после чего вспрыгивает на самку. Спаривание заключается в неоднократном соприкосновении клоак партнеров.

Одновременно с образованием пар, строительством гнезда, ухаживанием и спариванием можно наблюдать и другие типы поведения, в частности драки самцов. Уже внутри клуба агрессивность самца может быть настолько высокой, что он разгоняет всех находящихся рядом чаек. Обосновавшись на своей гнездовой территории, он становится совершенно нетерпимым к нарушителям ее границы, нападая на каждого подошедшего слишком близко самца. Обычно настоящей атаки не происходит: одной лишь угрозы часто достаточно для того, чтобы пришелец удалился. Существуют три типа угроз. Самая мягкая форма – это «вертикальная угрожающая поза»: самец вытягивает шею, направляет клюв вниз и иногда приподнимает крылья (рис. 2). Приняв такое положение, он очень скованной походкой направляется к чужаку, все его мышцы напряжены. Более сильное выражение враждебных намерений – «дерганье травы». Самец подходит довольно близко к противнику, нагибается, сердито клюет землю, хватает клювом пучок травы, мха или корней и вырывает его. Когда самец и самка сталкиваются с соседней парой вместе, они демонстрируют третий тип угрозы – «задыхающийся», т.е. приседают, опускают грудь и направляют вниз клюв с опущенной подъязычной костью, что придает им весьма любопытное «выражение лица». Затем они делают ряд незавершенных как бы клюющих движений, направленных в сторону земли, сопровождая их ритмичным хриплым воркованием.

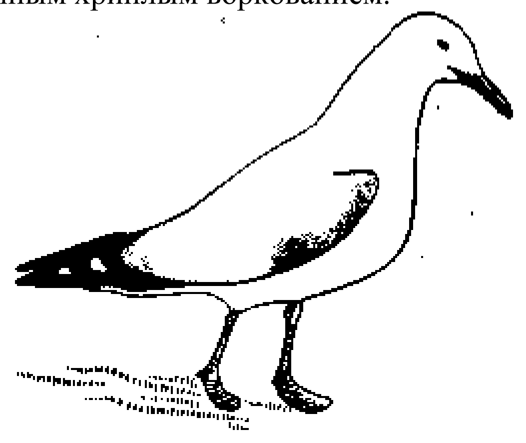


Рис. 2. Вертикальная поза угрозы самца серебристой чайки

Все эти действия явно производят впечатление на других чаек, которые понимают их

агрессивный характер и часто отступают.

Когда яйца отложены, партнеры по очереди их насиживают.

Здесь опять же хорошо заметно сотрудничество между чайками. Партнеры никогда не оставляют яйца без присмотра; если один сидит на них, второй может искать пищу в нескольких милях от гнезда. Когда он возвращается, насиживающая птица ожидает, пока партнер дойдет до гнезда. Свое приближение он сопровождает особыми движениями и криками: обычно издает продолжительный «Мяукающий» призыв, часто приносит с собой немного гнездового материала. Затем сидящая птица поднимается, а вторая занимает ее место.

Заботу о яйцах можно было бы отнести к социальному поведению, поскольку с момента откладки они считаются особями. Обычно мы не рассматриваем такие односторонние отношения как истинно социальные, но не следует забывать, что яйцо, хотя и не движется, обеспечивает особые стимулы, глубоко влияющие на птицу-родителя.

Однако как только выводятся птенцы, отношения между родителями и потомством становятся, бесспорно, взаимными. Сначала птенцы в основном пассивно обогреваются, но спустя несколько часов начинают выпрашивать корм. Когда родитель дает им возможность подняться на ноги, они делают ряд клюющих движений, направленных к его клюву. Чайка отрыгивает пищу, т.е. полупереваренную рыбу или краба, или комок земляных червей, зажимает кусочек этой массы концом клюва и терпеливо предлагает его птенцам (рис. 3). При этом родитель, вытянув вперед голову, ожидает, пока один из них после нескольких неудачных попыток не сумеет схватить корм и проглотить его. Тогда предлагается новый кусочек и иногда еще несколько. Наконец птенцы перестают выпрашивать корм, родитель проглатывает его остатки и снова усаживается обогревать потомство.

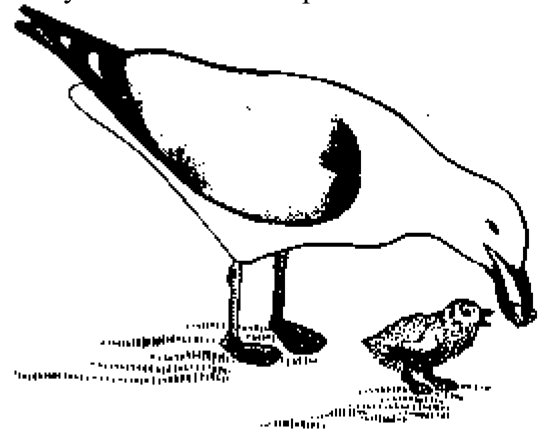


Рис. 3. Серебристая чайка кормит птенца

Другие взаимоотношения между родителями и птенцами становятся заметными, когда в колонию проникают хищники. Собаки, лисы и люди вызывают самую интенсивную реакцию чаек. Взрослые птицы издают хорошо известный крик тревоги «гага-га! га-га-га-га-га!» и взлетают. Этот крик выполняет двойную коммуникационную функцию. Птенцы бегут в укромные места и припадают к земле, а взрослые продолжают летать, готовясь к нападению. Однако настоящие атаки на пришельца совершаются индивидуально. Каждая птица устремляется вниз и может даже ударить хищника одной или обеими ногами, когда он приблизится к гнезду. Иногда атака сопровождается «бомбардировкой» отрыгнутой пищей или фекалиями, т.е. очень неприятным оружием. Однако такие нападения не приносят полного успеха. Они лишь тревожат и отвлекают лису, собаку или человека, которые, естественно, уже не способны искать добычу так же внимательно, как в спокойном состоянии. Они не замечают какие-то гнезда, и особенно птенцов, но вполне могут наткнуться на них случайно. Впрочем, такая относительная неэффективность свойственна всем биологическим функциям: ни одна из них не ведет к абсолютному и полному успеху, но каждая способствует его достижению. Большую помощь при защите от хищника оказывают

покровительственная окраска и поведение птенцов. Действительно, припадание к земле (рис. 4) скрывает их от взгляда хищника, полагающегося в основном на свое зрение.

Спустя примерно сутки с момента вылупления птенцы становятся более подвижными. Они ползают по родительской территории, постепенно удаляясь все дальше от гнезда, однако не покидают ее, пока не будут вынуждены сделать это в результате частого появления человека, например толп любителей природы. Слишком часто эта любовь становится смертельной угрозой для птенцов, поскольку, заходя на чужую территорию, они подвергаются нападению и соседи часто их убивают. Настоящий любитель природы мог бы получить больше удовольствия от терпеливого наблюдения за жизнью чаек с расстояния. Большинство из описанных выше событий заметны издалека.



Рис. 4. Затаившийся птенец серебристой чайки

Таким образом, на примере чаек можно видеть множество признаков социальной организации. Частично она служит целям спаривания. Однако некоторые формы сотрудничества между самцом и самкой не имеют с ним ничего общего и направлены на сохранение семьи. Помимо этого, наблюдается взаимодействие между родителями и потомством. Птенцы требуют от родителей корма, а те временами заставляют их прятаться и сидеть тихо. Заметно также взаимодействие между различными парами, а крик тревоги поднимает в воздух всю колонию. Результат всего этого – выращивание большого числа молодых птиц, явление настолько обычное, что упоминание о нем кажется общим местом, однако даже слабые нарушения социального поведения могут оказаться для чаек смертельно опасными. Упомянем хотя бы такой случай. Несколько раз я наблюдал, как высиживающая яйца чайка поднимается, чтобы минутку «размять ноги». Когда она стоит и чистится метрах в двух от гнезда, другая чайка бросается сверху и клюет яйцо, разбивая его пополам. Она не успевает съесть его содержимое, поскольку родитель прогоняет разбойника, однако одно яйцо уже потеряно по неосмотрительности насиживавшего. Другой случай: в одной паре чаек самец совершенно не стремился сидеть на гнезде, не давая таким образом самке с него подняться. Она держалась героически, оставаясь на яйцах без перерыва в течение 20 суток. Однако на 21-й день оставила гнездо, и выводок погиб. Как бы ужасно это ни было для птенцов, для вида в целом такой результат благоприятен: если бы потомство унаследовало от отца описанный дефект, в стае появилось бы целых три дегенерата вместо одного.

Трехиглая колюшка (gasterosteus aculeatus)

Вне периода размножения трехиглые колюшки живут косяками. Когда они совместно кормятся, можно наблюдать тип поведения, не выраженный в такой же степени у чаек, хотя он есть и у них. Если рыбе удается отыскать особенно аппетитный кусочек корма и она начинает пожирать его с типичной для колюшек жадностью, другие спешат к ней и пытаются пищу отобрать. Бывает, это им частично удается, т.е. добыча разрывается на части и делится между несколькими особями. Однако другим везет не настолько, и они начинают искать пищу на дне по соседству. Это означает, что где бы и когда бы представитель стаи ни обнаружил корм, другие стимулируются к поискам последнего тогда же и в том же месте, а это повышает вероятность обнаружения и поедания ими агрегированных видов-жертв.

Как и в случае серебристой чайки, с наступлением периода размножения формируется гораздо более сложная система социального сотрудничества, чем осенью или зимой. Начнем с того, что самцы отделяются от косяка и выбирают гнездовые территории, приобретая при

этом яркую брачную окраску. Их глаза становятся блестяще-синими, спина из мрачно-буроватой превращается в зеленоватую, а нижняя часть тела краснеет. Как только другая рыба, особенно другой самец, проникает на выбранную территорию, она тут же подвергается нападению (рис. 5). И здесь настоящие драки реже угроз, причем угрожающее поведение самца колюшки весьма своеобразно. Прежде всего он бросается к противнику с поднятыми спинными иглами и открытым, готовым укусить ртом. Однако, если противник не отступает сразу, а готовится сопротивляться, хозяин территории не кусает его, а поворачивается головой вниз и, расположившись в воде вертикально, подергивается, как будто собирается закопаться рылом в песок. Часто при этом от оттопыривает один или оба брюшных шипа.

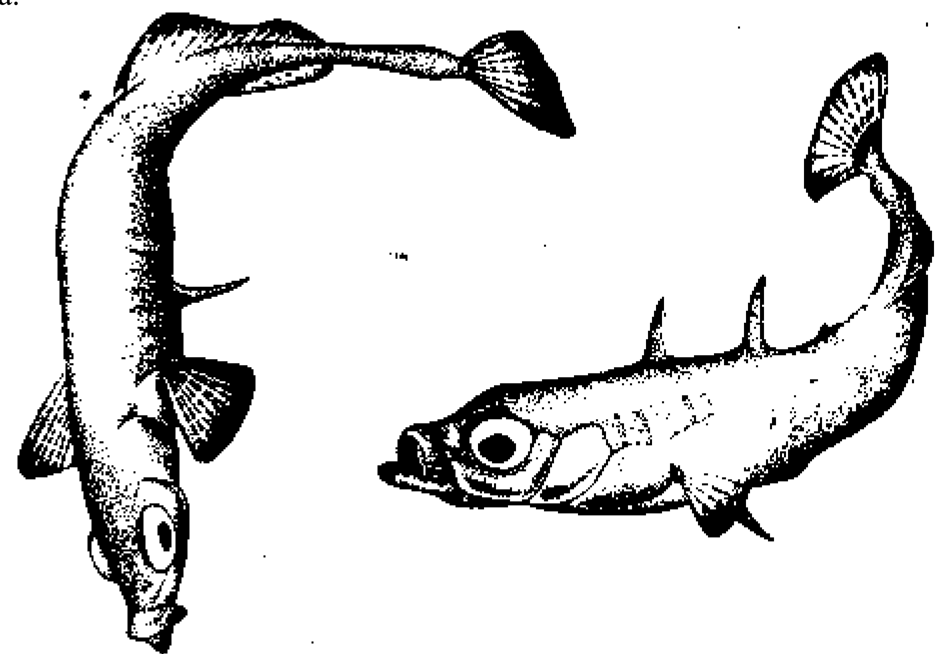


Рис. 5. Пограничная драка двух самцов трехиглой колюшки

Если самца не тревожить, он начинает строить гнездо, т.е. выбрав место, зачерпывает ртом горсти песка со дна, относит их на 10–15 см в сторону и выгружает. В результате образуется мелкая ямка. Затем самец собирает гнездовой материал – обычно нити водорослей – и впрессовывает его в эту ямку. Временами он как бы ползает по этому материалу медленными подрагивающими движениями, выделяя из почек липкую слизь, склеивающую части растений. Через несколько часов или дней образуется что-то вроде зеленого клубка, в котором самец своим телом просверливает сквозной туннель.

Теперь гнездо готово. Самец сразу же меняет окраску. Красный цвет брюха усиливается, а черные пятна на спине сжимаются до крошечных точек. При этом становятся заметными искристо-голубые кристаллы гуанина, лежащие в более глубоком слое кожи, и спина приобретает яркий светло-голубой оттенок. Светлая спина при темно-красном брюхе и блестящие глаза делают внешность самца необыкновенно броской. Демонстрируя этот привлекающий наряд, он плавает вверх-вниз по гнездовой территории.

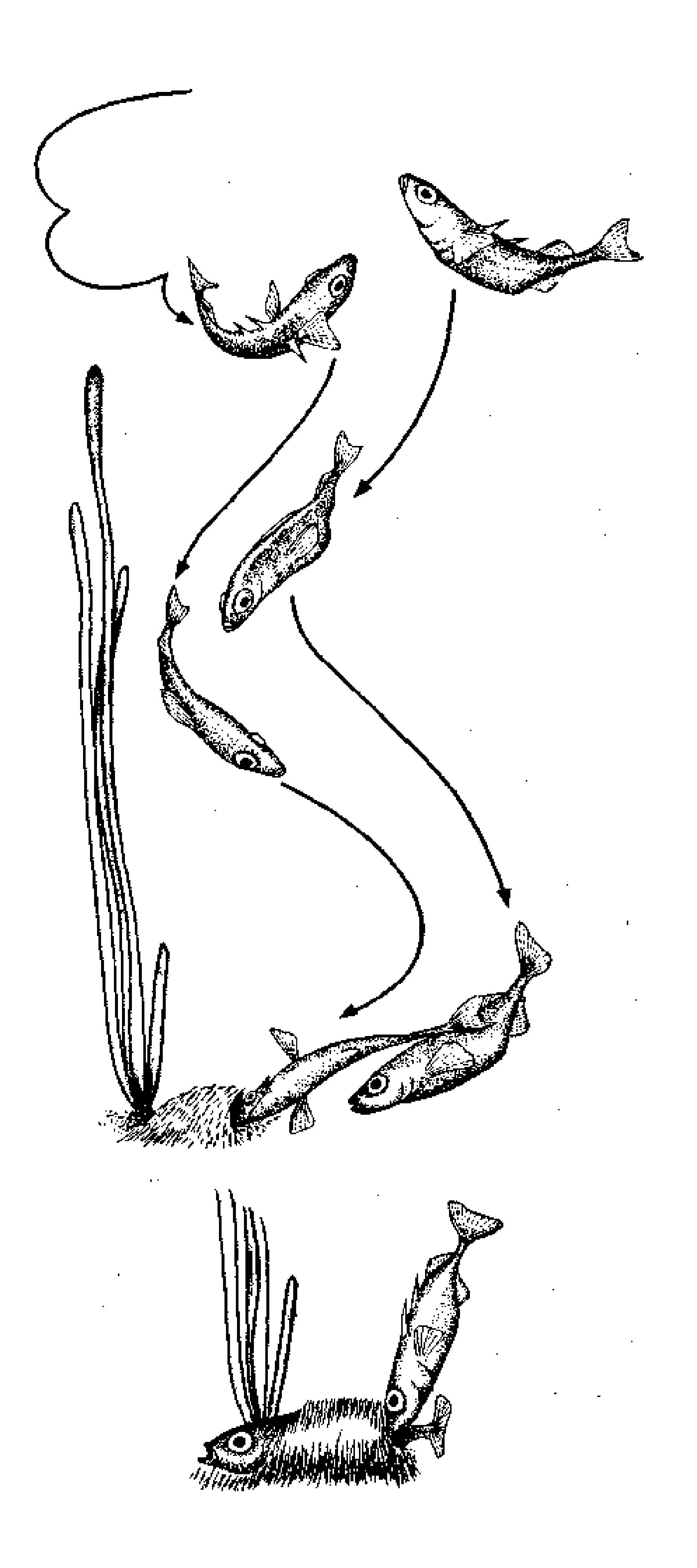
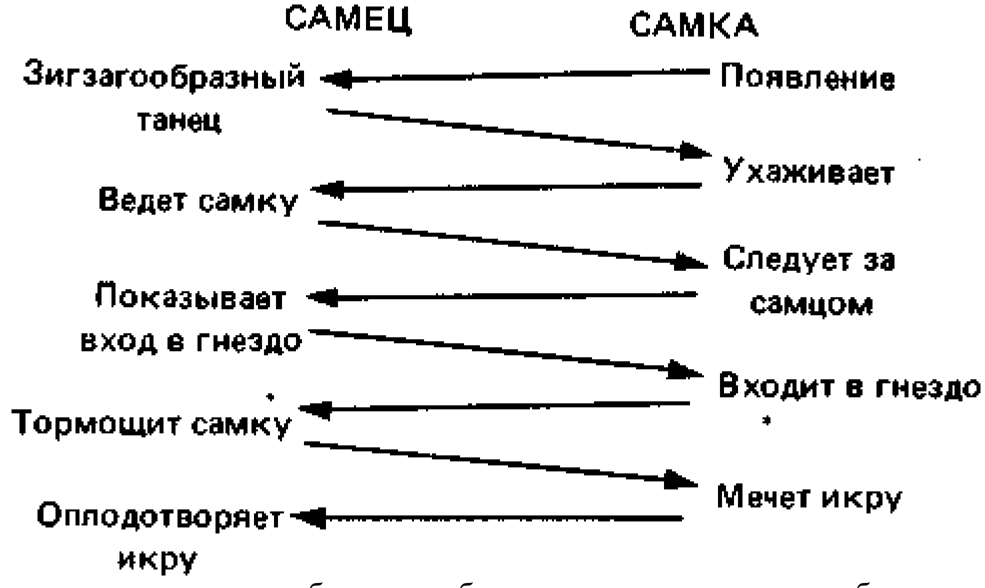


Рис. 6. Последовательность действий при ухаживании у трехиглой колюшки



Тем временем самки, вообще не заботившиеся о гнезде, приобретают блестящую серебристую окраску, и их брюшко сильно вздувается от массивных развивающихся в яичниках икринок. Они плавают кругом косяками, иногда по несколько раз в день пересекая выбранные самцами участки. Каждый самец, если он готов к спариванию, реагирует на самок любопытным танцем (рис. 6), состоящим из повторяющихся фигур. Сначала самец отворачивается, как будто собирается уплывать от самок, а затем резко направляется к ним с широко раскрытым ртом. Иногда он может ударить самку, но обычно останавливается прямо перед ней, а затем отворачивается, чтобы начать фигуру снова. Этот зигзагообразный танец распугивает большинство самок, но одна из них может оказаться достаточно зрелой для икрометания и, вместо того чтобы скрыться, разворачивается к самцу, одновременно принимая более или менее вертикальное положение. Тот немедленно устремляется к гнезду. Самка следует за ним. Достигнув гнезда, самец всовывает рыло в входное отверстие и ложится на бок спиной к самке, которая теперь стремится пролезть в гнездо. С помощью мощных ударов хвоста ей удается проскользнуть в узкое отверстие. При этом ее голова выступает с одного конца гнезда и хвост – с другой. Теперь самец начинает тормошить рылом основание ее хвоста, т.е. наносит по нему серию быстрых ударов. Спустя некоторое время самка поднимает хвост и выметывает икру. После этого она спокойно выползает из гнезда, в которое заходит самец, который, затем также выскальзывая с другой его стороны, оплодотворяет икру. Теперь он отгоняет самку, возвращается к гнезду, восстанавливает его крышу, приподнятую и нарушенную в результате прохождения под ней двух партнеров и часто перемещает и укладывает икринки так; чтобы все они оказались внутри постройки. Это конец брачных отношений. Нет ни «свадьбы», ни продолжительной связи особей между собой, вся задача самки при размножении – выметать яйцеклетки. Забота об икринках и молоди – функция самца. Таким образом, взаимодействия между самцом и самкой сводятся к серии быстрых реакций друг на друга, которые можно представить следующей схемой:

Самец может за несколько дней «соблазнить» двух, трех и более самок, собрав в гнезде несколько кладок икры. Затем его половое влечение угасает, и ухаживание сменяется родительским поведением. Оно заключается в изгнании чужаков (рыб обоего пола своего вида, других видов, прочих хищников) и в вентиляции икры. Последнее осуществляется за счет характерного «обмахивающего» движения. Расположившись перед входом в гнездо под углом головой вниз, он гонит к нему воду чередующимися движениями вперед грудных плавников. Противодействуя обратному давлению воды на свое тело, он удерживается на месте взмахами хвоста. В результате вода движется в основном сверху и снизу, частично направляется к гнезду, а частично – назад. Такая активность контролируется сложной системой стимулов, поступающих от гнезда, его окружения и икры. Время, затрачиваемое на

«обмахивание», возрастает в течение следующих восьми суток. Сначала оно занимает около 200 с каждые полчаса, а к концу первой недели может требовать до трех четвертей суток. Это увеличение частично обусловлено возрастающим внутренним влечением, а частично – усиливающейся стимуляцией икринками, которые по мере развития потребляют все больше кислорода; возникающий недостаток его в среде активирует «обмахивание».

Мальки выклевываются спустя семь-восемь дней, но еще сутки или около того остаются в гнезде, а затем начинают плавать вокруг него. При этом «обмахивание» гнезда самцом довольно резко прекращается, и теперь он внимательно охраняет потомство (рис. 7). Как только какой-нибудь из мальков начинает отплывать или, точнее, отбиваться от других, самец ловит его ртом и выплевывает в общую стаю. Потомство первое время слишком малоподвижно, чтобы ускользнуть от родителя. Однако рано или поздно кому-то это удается: можно наблюдать, как мальки внезапно один за другим устремляются к поверхности воды, касаются ее, а затем быстро плывут назад. Самец часто все замечает, пытается преследовать беглецов, но не может за ними угнаться и снова сбивает стаю вместе только после их возвращения. Это любопытное поведение мальков выполняет особую функцию: на поверхности они захватывают крошечный пузырек воздуха, проходящий затем по кишке и ее узкому боковому ответвлению в плавательный пузырь. Получив первую порцию воздуха, плавательный пузырь приобретает способность вырабатывать газ самостоятельно. Стремительное путешествие к поверхности, которое каждый малек совершает раз в жизни, должно быть очень быстрым по двум причинам: чтобы избежать возможных хищников и действующего из лучших побуждений родителя.

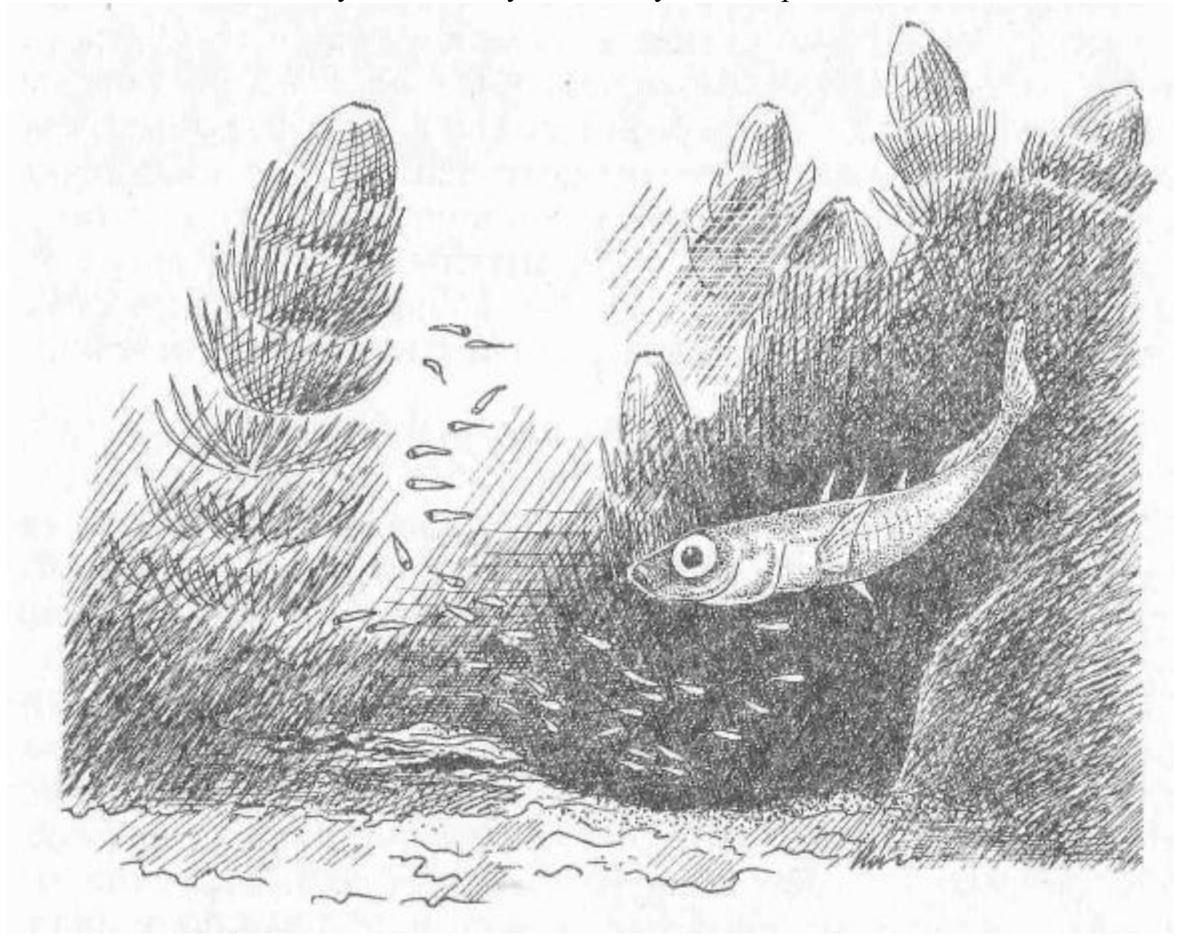


Рис. 7. Самец трехиглой колюшки охраняет потомство.

В течение следующих двух недель молодь становится все более и более самостоятельной и все дальше отплывает от гнезда. Стремление самца удержать ее в стае исчезает, но рыбки продолжают плавать вместе по собственной инициативе. Однако самец

все еще охраняет потомство. Впрочем, постепенно он утрачивает к нему интерес, а заодно и свою блестящую окраску, спустя несколько недель покидает гнездовую территорию и ищет компанию «коллег», тогда как молодь держится за рыб своего возраста.

Таким образом, проявления социального поведения у трехиглой колюшки и серебристой чайки во многих смыслах похожи. Тут и сотрудничество самца и самки перед оплодотворением икринок (хотя у рыбы взаимодействие полов не заходит дальше этого), и отношения между родителем и кладкой, родителем и потомством, между самими потомками. Наблюдаются и драки. Потомство определенным образом стимулирует отца, а он реагирует на это разными формами родительского поведения. Влияет ли сам отец на потомков (не считая возвращения их в стаю), заставляя тем самым держаться вблизи гнезда, еще неясно.

Сатир семела (eumenis semele)

А теперь рассмотрим поведение насекомого. Возьмем для примера бабочку, называющуюся сатир Семела (рис. 8). Так уж получилось, что ее поведение известно мне лучше, чем какого-либо другого насекомого.

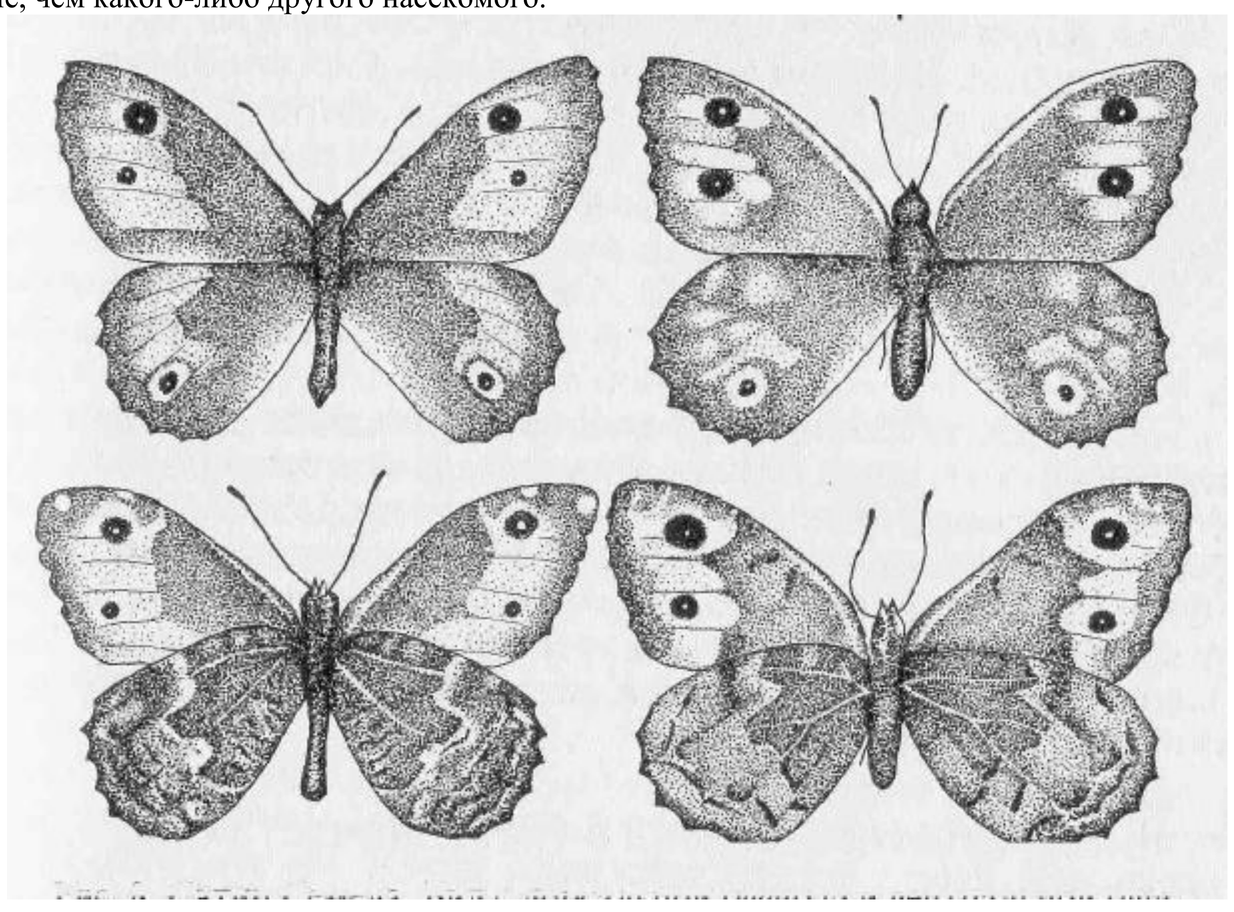


Рис. 8. Сатир Семела. Вид с дорсальной *(вверху)* и вентральной *(внизу)* сторон. Пахучие чешуйки на переднем крыле самца находятся в черном кружке.

Гусеницы проводят осень и зиму на твердой сухой траве, растущей в аридных местообитаниях этого вида. В конце весны они окукливаются. В начале июля из куколок начинают вылетать бабочки. Часть своего времени они тратят на питание, т.е. сосут нектар различных цветков и пасоку деревьев, особенно тех, что повреждены личинками ивового древоточца, сверлящими живую древесину. Сатиров можно видеть группами по пять, десять и даже более особей, однако такие скопления вовсе не социальные образования, а всего лишь один из случаев одинакового привлечения различных особей внешними стимулами, в частности цветом и запахом пищи. Вскоре появляются признаки репродуктивного

поведения. Самцы прекращают питаться, садятся на землю или на кору деревьев и держатся там наготове. Как только мимо пролетает другая бабочка, они взлетают и преследуют ее. Если эта особь оказалась самкой сатира Семела, готовой к спариванию, она реагирует на приближение самца опусканием на землю. Тот приземляется рядом, направляется к самке и останавливается прямо перед ней. Если она не реагирует на это взмахом крыльев (означающим субоптимальное половое влечение и часто отгоняющим самца), а остается неподвижной, он начинает элегантное ухаживание. Во-первых, делает несколько быстрых рывков крыльями вверх и вперед, а затем, держа их приподнятыми, чтобы на передних было заметно красивое черное с белым центром пятно, ритмично сдвигает и раздвигает передние края крыльев, вибрируя антеннами. Это может продолжаться несколько секунд или даже полую минуту. Затем передние крылья поднимаются, широко разводятся и медленным дрожащим движением снова поднимаются так высоко, что, хотя тело самца едва движется, возникает впечатление, будто он глубоко кланяется самке (рис. 9). Затем, все еще находясь в таком положении, он сводит передние крылья, захватывая между ними антенны самки. Весь этот поклон занимает чуть больше секунды. Затем самец разводит крылья и быстро обходит вокруг самки, оказываясь прямо позади нее. Сгибает брюшко вперед, стараясь установить контакт с копулятивными органами самки. Когда это удается, он быстро разворачивается на 180^{o} головой от самки, и в этом положении происходит спаривание. Спустя примерно 30–45 мин самец и самка разъединяются и покидают друг друга навеки. Всю остальную жизнь эта бабочка проводит в одиночестве, никогда уже не устанавливая связей с себе подобными. Самка откладывает яйца по одному в тщательно выбранные места, где достаточно пищи для гусениц, которые не ассоциируют между собой, как у многих других видов. Таким образом, социальное поведение распространяется только на короткий процесс спаривания.

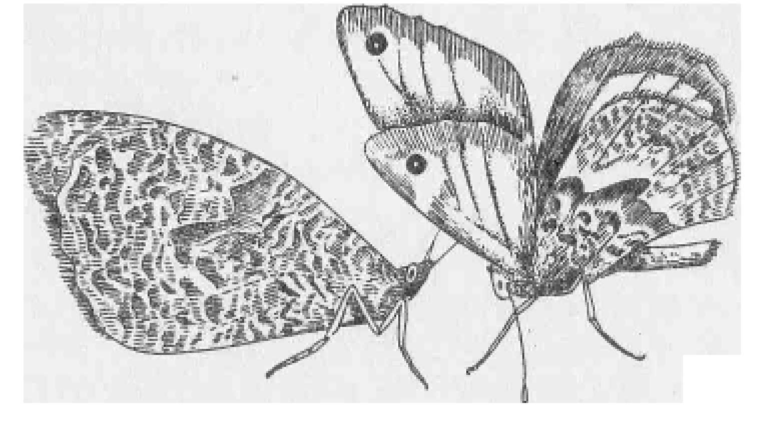


Рис. 9. «Поклон» сатира Семела.

Типы социального сотрудничества

Сотрудничество между двумя или более особями обычно начинается с привлечения. Индивиды не просто натыкаются друг на друга, а сближаются, причем часто с большого расстояния. В апреле самцы западного соловья *(Luscinia megarhynchd)* появляются на местах своего размножения. Их прилет легко заметить по громкому непрерывному пению. Очень приятно смотреть на них ранним утром. Часто хорошо заметно, что каждый самец ограничивает свои перемещения мелким участком земли, собственной территорией. Все самцы еще одиноки – самок пока нет. Если наблюдать за самцом изо дня в день, однажды можно обнаружить, что прилетела самка и присоединилась к нему. С этого момента они живут парой. Зная, что каждая самка появляется в одиночку и намного позже самца, пролетев огромное расстояние с места своей зимовки в Средиземноморье до наших широт, встрече соловьев различного пола остается только удивляться. Как они находят друг друга?

Другой, не менее показательный пример – бабочка сатурния. Один из южных видов

этого рода, *Satumia pyri,* изучался знаменитым французским энтомологом Фабром. Он сообщает, как самка, вылетевшая из куколки в неволе, окружается вскоре после этого многочисленными самцами, некоторые из которых, вероятно, пролетели для встречи значительное расстояние, поскольку вид в данной области редок. Ряд аналогичных наблюдений проведен и с другими бабочками, в частности из семейств коконопрядов, волнянок и мешочниц.

Такие примеры поражают, поскольку демонстрируют возможности, на первый взгляд значительно превышающие наши собственные. Однако в принципе они не загадочней способностей многих других видов, особи которых находят друг друга на гораздо более коротком расстоянии. Комары в своих стаях, дельфины и море, гусиные семьи на фермах и бессчетное число других примеров животных, собирающихся или держащихся вместе, так же удивительны, как и два описанных выше случая. Прежде всего неизвестно, какие сенсорные органы при этом используются. Видят ли особи друг друга? А может быть, слышат или обоняют? Или используют еще неведомые нам органы чувств? А если и ясно, какой орган применяется, почему они реагируют на обращенное к ним сообщение? Как они «узнают», что оно значит? Короче, каков механизм сотрудничества? Далее, желательно знать, для чего служит объединение особей. В случае спаривания это ясно. Но какая польза скворцам или ласточкам собираться в огромные стаи? Или же, углубляясь в детали, какова функция «поклона» самца бабочки сатира?

Когда животные собираются вместе, возникают различные тины сотрудничества. Простейший из них можно выразить формулой «Делай, как я». Когда одна серебристая чайка спасается от опасности, другие следуют за ней. Когда домашние куры, даже только что удовлетворив свой голод, видят, что одна из них снова начинает есть, они присоединяются к ней точно так же, как уже упоминавшиеся трехиглые колюшки. Этот принцип «симпатической индукции» (по терминологии Макдугалла) заметен в действиях многих социальных животных, включая человека. Мы зеваем, видя, как зевает другой, пугаемся, заметив признаки сильного страха у другого человека. Речь здесь не о подражании; реагирующие особи не научаются выполнять определенные движения, наблюдая за действиями других; просто у них появляется такой же настрой и происходит врожденная двигательная реакция.

Наблюдения за воздушными маневрами стаи скворцов или других птиц дают представление о другом типе сотрудничества. Эти животные не только летают, когда летают другие, но и так же направляют свой полет. Поразительно видеть, как тысячи скворцов, кружащие зимним вечером вокруг места своего ночлега, сворачивают будто по команде. Их сотрудничество настолько совершенно, что забываешь об отдельных особях и автоматически думаешь о птицах как о едином облаке, как об одном огромном «сверхиндивиде».

Во всех этих случаях участвующие во взаимодействии животные занимаются одним и тем же. Однако при многих других типах сотрудничества наблюдается разделение труда. Например, у хищных птиц самец обычно добывает корм для всей семьи, а самка охраняет выводок. Самец приносит пищу к гнезду, но сам птенцов не кормит, а протягивает добычу партнеру (рис. 10), который и передает ее потомству. Многие птицы начинают снова размножаться, когда «первая смена» птенцов еще не способна заботиться о себе. Это значит, что родителям приходится насиживать яйца и охранять потомство одновременно. У козодоя *(Caprimulgus europaeus)* обязанности разделены: самец находится при выводке, а самка сидит на яйцах. У кулика-галстучника *(Charadrius hiaticu-ld)* партнеры периодически подменяют друг друга: гулявший с птенцами возвращается на гнездо, а насиживавший яйца уходит к потомству. Естественно, здесь необходимы тесное сотрудничество и синхронизация действий.

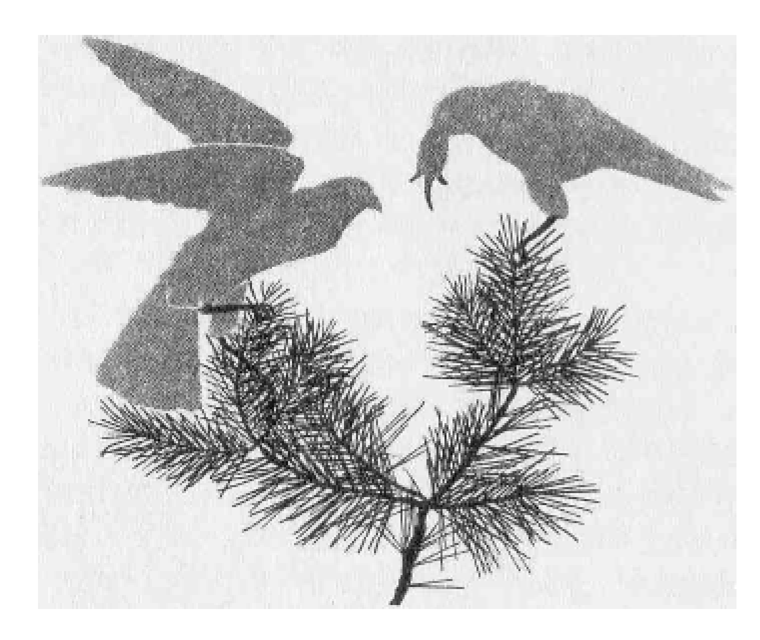


Рис. 10. Самец пустельги передает добычу самке.

Разделение труда достигает кульминации у медоносных пчел. Яйца здесь откладывает только матка. Задача самцов (трутней) заключается лишь в оплодотворении девственных маток. Все прочие обязанности выполняются рабочими особями, т.е. бесплодными самками. Некоторые из них строят соты, другие кормят личинок, третьи охраняют улей и отгоняют врагов, четвертые вылетают на сбор нектара и пыльцы и т. д.

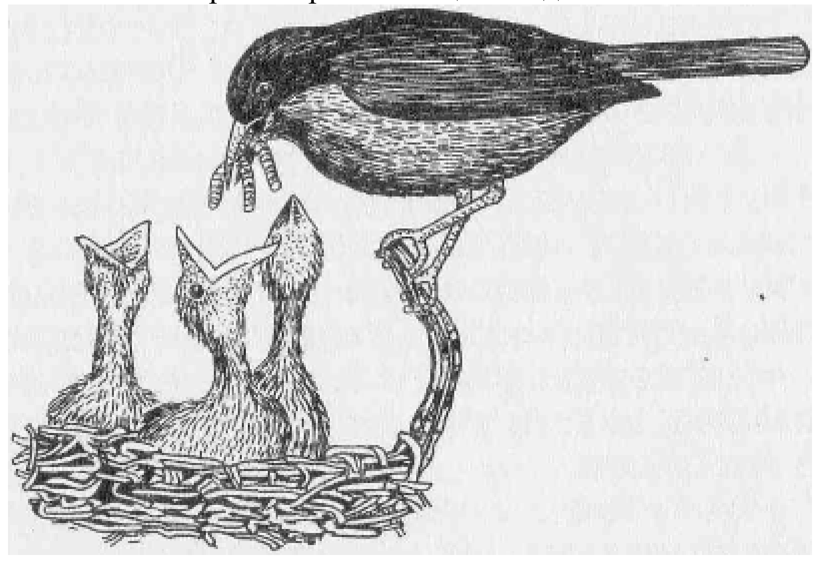


Рис. 11. Черный дрозд кормит птенцов.

Разделение труда часто требует четкой согласованности действий. Хорошие примеры тому – брачное поведение бабочки сатира и, естественно, многих других видов. Ухаживание самца стимулирует самку к взаимодействию, а во время самого спаривания движения особей и их половых органов точно согласованы. Способы такого сотрудничества у различных видов неисчерпаемы. Часто оно еще сложнее, чем у упоминавшихся выше видов, – стоит лишь подумать о стрекозах, кальмарах, змеях или тритонах. Однако даже в простейшем случае перед исследователем встают нерешенные проблемы. Каждый, кто потратит хотя бы час времени, наблюдая за черным дроздом или другой певчей птицей, кормящей своих птенцов, увидит такой тип сотрудничества в действии. Пока родители летают за кормом, потомство лежит в гнезде спокойно. Однако, стоит взрослой птице опуститься на край гнезда, птенцы вскакивают, вытягивают шею и распахивают клюв (рис. 11). Родитель

реагирует на это, наклоняясь и опуская пищу в рот одному из птенцов. Тот проглатывает полученное и успокаивается. Только это еще не конец: обычно птица чего-то ждет, пристально вглядываясь в гнездо. Скоро в куче потомства можно заметить движение: один-два птенца начинают трясти животами, кольцо игловидных перьев вокруг их клоаки расходится, и из нее появляется чистый белый комок фекалий. Он подхватывается родителем, проглатывается им или уносится и выбрасывается на некотором расстоянии от гнезда. Таким образом в результате сотрудничества осуществляется чистка последнего: птенец ловко предъявляет родителю нечистоты, а тот их устраняет.

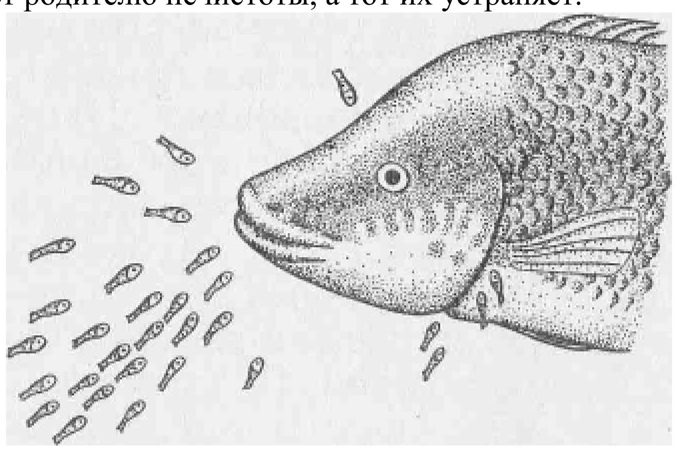


Рис. 12. Мальки *Tilapia natalensis* возвращаются к матери.

У некоторых рыб можно видеть другой пример согласованного поведения. Самка крупного цихлового *Tilapia natalensis* захватывает икринки ртом сразу же после того, как самец их оплодотворил, и там их вынашивает. Когда выклевываются мальки, они сначала остаются во рту, но через несколько дней стайкой выплывают наружу и остаются поблизости от матери. В случае опасности потомство устремляется к материнскому рту (рис. 12), она впускает его внутрь и держит там, пока тревога не минует.

Число таких коротких рассказов о сотрудничестве между особями, безусловно, можно умножить. Спектр феноменов, наблюдаемых в царстве живого, гораздо разнообразнее, чем я в силах рассмотреть в этой небольшой книжке.

В целом все такие примеры можно сгруппировать в четыре категории, каждая из которых иллюстрируется одним или более из рассмотренных выше видов.

Во-первых, самец и самка встречаются для спаривания. Их взаимодействие приводит к оплодотворению и росту новых особей. Оно служит цели, которая не может быть достигнута каждым из партнеров в одиночку. Обычно активную роль при этом играют и самец, и самка, хотя, как правило, самец более активен.

Во-вторых, родители (или один из них) охраняют потомство или заботятся о нем до тех пор, пока в этом есть необходимость. Здесь отношения по своему результату односторонние. Родители «помогают» молоди, а та им не «помогает». Однако, как позволяют предполагать первые поверхностные наблюдения и подтверждает анализ, и здесь речь идет именно о сотрудничестве, поскольку потомство стимулирует родителей, вызывая их реакции, и наоборот.

В-третьих, ассоциация особей распространяется у многих видов за пределы семейной жизни на групповое сосуществование. Поскольку в последнем можно найти так много аспектов, общих с семейной жизнью (вполне вероятно, что часто это не что иное, как экстраполяция семейных отношений), семейная и групповая организации будут обсуждаться вместе.

Наконец, особи могут взаимодействовать совсем иным путем – драться. На первый взгляд драка кажется прямой противоположностью сотрудничества, т.е. антагонизмом. Однако я надеюсь показать, что схватка между особями одного вида, хотя и не приносит пользы им самим, крайне важна для вида в целом, как бы парадоксально это ни звучало.

Опасность для особи здесь в принципе такая же (хотя и отличается по степени), что и при спаривании или защите потомства. Очевидно, однако, что спаривание и охрана молоди служат сохранению вида, в то время как при драке это не сразу заметно. В гл. 4 будет показано, какую функцию она выполняет и почему ее также следует считать одним из типов сотрудничества.

В следующих главах мы обсудим разнообразные способы организации видами этих четырех типов социального сотрудничества, они будут сгруппированы в зависимости от функции, которой служат, а не в соответствии с лежащими в их основе механизмами.

Глава 2. Брачное поведение

Функции брачного поведения

Многие животные, особенно морские, обеспечивают оплодотворение яйцеклеток таким простым способом, что говорить о каком-то особом брачном поведении затруднительно. Например, птицы просто извергают в воду огромные количества своих спермиев в определенное время года, каждая особь окружается целым их облаком. По-видимому, яйцеклетки просто не могут избежать оплодотворения. Однако даже здесь различим важный поведенческий аспект: оплодотворения не произойдет, если различные особи устриц не образуют свои спермин и яйцеклетки одновременно. Значит, необходима определенная синхронизация. Я надеюсь доказать, что это относится и к наземным видам.

У многих высших животных, особенно сухопутных, оплодотворение требует спаривания, или копуляции. Для этого необходима не только синхронизация, но и физический контакт особей. Его большинство животных избегают. Избегание – адаптация, частично обеспечивающая защиту от хищников: прикосновение к телу обычно означает, что тебя поймали. Кроме того, во время самого спаривания животные (особенно самки) находятся в беспомощном положении. Другими словами, брачное поведение нередко включает в себя подавление защитных реакций. Поскольку самка некоторое время вынашивает яйца, часто даже после их оплодотворения, и поскольку у многих видов именно она играет главную роль в выкармливании и защите потомства, она составляет наиболее ценную часть «видового капитала». Кроме того, один самец часто способен оплодотворить несколько самок, и по пой причине отдельные самцы также менее ценны биологически. Таким образом, неудивительно, что самка больше, чем самец, нуждается в «соблазнении» партнером. Вероятно, поэтому ухаживание так часто входит в задачи именно самца. Иногда приходится «соблазнять» и его, но уже по другой причине. Самцы большинства видов в сезон размножения крайне агрессивны, и пока самкам не удастся их «умиротворить», они вместо ухаживания могут на них напасть.

Далее, помимо синхронизации, означающей координацию спаривания во времени, требуется тесная пространственная координация: самцы и самки должны друг с другом встретиться, во время спаривания привести в соприкосновение свои половые органы, и, наконец, спермий должен найти яйцеклетку. Эта ориентация в пространстве также составляет часть брачного поведения.

Наконец, очень важно избежать спаривания с представителями других видов. Поскольку гены и крайне сложные запускаемые ими ростовые процессы у каждого вида особые, скрещивание особей разных видов приведет к сочетанию несовместимых генов, а это легко может нарушить тонко сбалансированный ход развития потомства. В результате такое спаривание часто приводит к нежизнеспособным оплодотворенным яйцеклеткам, погибающим в самом начале развития. В менее тяжелых случаях гибриды выживают, но становятся слабыми или бесплодными. Необходимость избегать межвидового скрещивания привела к формированию видоспецифичных особенностей брачного поведения, так что каждая особь без труда «распознает» партнера собственного вида.

Таким образом, кроме собственно осеменения к функциям брачного поведения относятся синхронизация, ухаживание, пространственная ориентация и репродуктивная изоляция.

В этой главе мы зададимся вопросом: как выполняются перечисленные функции? Какую роль играет социальное поведение и как оно приводит к нужным результатам? Скажем прямо с самого начала, что наши знания в этой области весьма фрагментарны. По каждой из проблем собрана кое-какая информация, но частично она относится к одному виду, частично – к другому и т. д. Полного представления пока нельзя составить ни по одному из животных. Значит, единственное, что нам доступно, – рассмотреть на ряде примеров способы выполнения функций брачного поведения, оставив на будущее раздумья о том, насколько здесь возможны обобщения.

Одно очевидно сразу – обсуждаемые действия осуществляются на относительно низком «психологическом» уровне и не включают в себя ни предвидения целей, ни обдуманных действий для их достижения. Как будет показано, брачное поведение у всех видов, исключая человека и, возможно, некоторых высших обезьян, состоит из непосредственных реакций на внутренние и внешние стимулы. Здесь нет места «прогнозированию» последствий поступков, каким-то совершенно загадочным способом выступающему в роли их причины у человека.

Некоторые примеры синхронизации

Хронология репродуктивного поведения у устриц *(Ostrea edulis),* как было недавно показано, регулируется довольно неожиданным внешним фактором, поэтому, строго говоря, не относится к «социологической» проблематике. Однако не исключено, что полезно будет рассмотреть ее здесь в качестве примера того, как действие внешних факторов может, так сказать, «имитировать» социальное сотрудничество.

Примерно через восемь дней после икрометания устриц начинается «роение» их личинок. Они очень недолго плавают, а затем оседают на твердый субстрат. В илистых эстуариях Шельды в Голландии устрицеводы увеличивают свои «стада», укладывая на морское дно черепицу, служащую личинкам устриц искусственным субстратом. Этого нельзя делать задолго до массового появления личинок, поскольку куски черепицы будут быстро заняты другими организмами. Таким образом, от зоолога требуется определить, если это возможно, когда произойдет «роение». Прогноз, основанный на многолетних исследованиях, звучит удивительно: «Основной максимум появления личинок следует ожидать ежегодно между 26 июня и 10 июля, примерно через 10 дней после новолуния или полнолуния» (рис. 13). Это кажется мистикой, но является чистой правдой. Поскольку «роение» происходит через восемь дней после икрометания, значит, самого икрометания следует ожидать через два дня после новолуния или полнолуния. Отсюда выводится фактор, определяющий время размножения, – прилив. Икрометание происходит при сизигийном приливе. Как он влияет на устриц, еще неизвестно, не исключено, что это связано с давлением воды, колебания которого максимальны именно при сизигийном приливе. В это же время больше всего колебания освещенности на дне моря: чем не фактор?

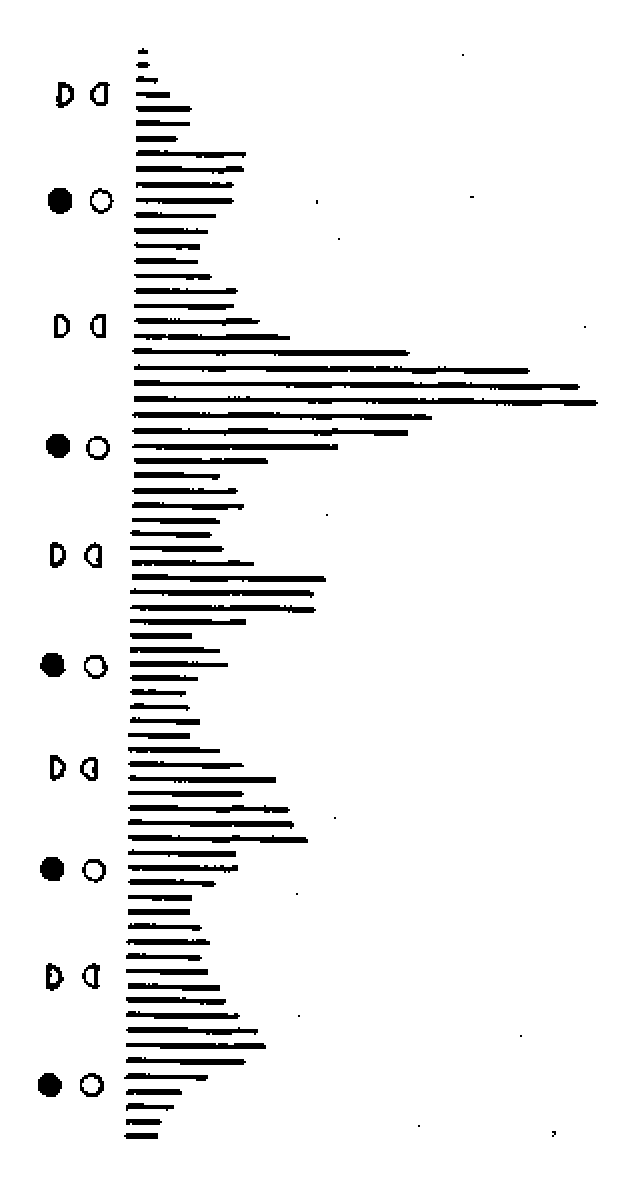


Рис. 13. Массовое появление личинок устриц в течение 74 последовательных дней в июне, июле и августе. Заметна корреляция с фазами Луны.

Поскольку устрицы не мечут икру при каждом сизигийном приливе, должен быть и другой фактор, подготавливающий их именно к июньской реакции на такой прилив; природа его еще неизвестна. Он действует не слишком точно, поскольку, хотя максимум икрометания приходится на период 18 июня – 2 июля, меньшие по высоте пики наблюдаются и при других сизигийных приливах. Для устриц этот фактор неизвестен, но в случае других животных мы кое-что о нем знаем.

Время размножения связано с приливами не только у устриц, но и у некоторых других обитателей моря. Среди них знаменитый тихоокеанский червь палоло и еще несколько видов червей и моллюсков.

Временной фактор у высших животных – более сложная проблема. Кое-что известно о рыбах, птицах и млекопитающих северной умеренной зоны. Размножение у большинства из них начинается весной. Первая фаза – миграция к местам размножения. Она происходит у всех особей вида примерно одновременно, хотя между прибытием на место первой и последней из них иногда проходят недели. Эта грубая синхронизация обусловлена опять-таки не социальным поведением, а реакцией на внешние факторы. В данном случае главный из них – удлинение светового дня в конце зимы. Известно, что различные млекопитающие, птицы и рыбы реагируют на искусственное удлинение долготы дня. В результате их гипофиз начинает секретировать гормон, который в свою очередь влияет на

рост половых желез. Они в свою очередь секретируют половые гормоны, а действие последних на центральную нервную систему запускает первую поведенческую реакцию, связанную с размножением, – миграцию. Дополнительное влияние часто оказывает повышение температуры среды.

Как уже говорилось, эта синхронизация не очень точная. Отдельные особи реагируют на удлинение светового дня неодинаково интенсивно, причем могут наблюдаться значительные различия даже между самцом и самкой одной пары. В случае голубей и некоторых других животных было замечено, что, если самец реагирует раньше самки, его настойчивые ухаживания могут ускорить гормональное развитие последней. Это обнаружилось следующим образом. Когда самца и самку держали раздельно в соседних клетках так., чтобы они могли видеть и даже касаться друг друга, но не копулировать, непрерывное ухаживание голубя в конце концов индуцировало голубку снести яйца. Естественно, они оказались нежизнеспособными. В неволе бывает, что в отсутствие самцов пару образуют две голубки, одна из которых демонстрирует поведенческие особенности, обычно присущие самцу. Хотя их репродуктивные ритмы сначала могут быть разными, в результате обе несут яйца одновременно. Действия в отношении друг друга как-то стимулируют синхронизацию, причем не только поведенческую, но и связанную с развитием яиц в яичниках.

Возможно, этот эффект встречается и у других видов. Как полагал Дарлинг, он проявляется и при массовом ухаживании в парах птиц, размножающихся внутри колонии.

Однако необходимо дальнейшее повышение точности синхронизации. У всех копулирующих (да и у многих других) видов сотрудничество между самцом и самкой должно разворачиваться в соответствии с точным «расписанием», и без тонко настроенной синхронизации оплодотворение невозможно. Только у очень немногих животных самец способен заставить самку спариваться с ним насильно. Значит, чаще всего какая-то форма очень точной синхронизации должна осуществляться на уровне долей секунды. Это обеспечивается своего рода сигнальной системой. В качестве примера рассмотрим спаривание трехиглой колюшки. В схеме брачного поведения (с. 20) стрелки означают не только временную последовательность событий, но и причинно-следственные связи: каждая реакция действует как сигнал, запускающий следующую реакцию у партнера. Так, зигзагообразный танец самца заставляет приближаться к нему самку, в ответ на это он ведет ее к гнезду, она реагирует, следуя за ним, и т. п. Это легко показать с помощью моделей или макетов. Когда самцу на его гнездовой территории показывают очень грубое подобие самки с полным икры брюшком (рис. 14), он приближается к нему и исполняет зигзагообразный танец. Как только модель разворачивается в его направлении и «плывет» навстречу, он начинает вести ее к гнезду.

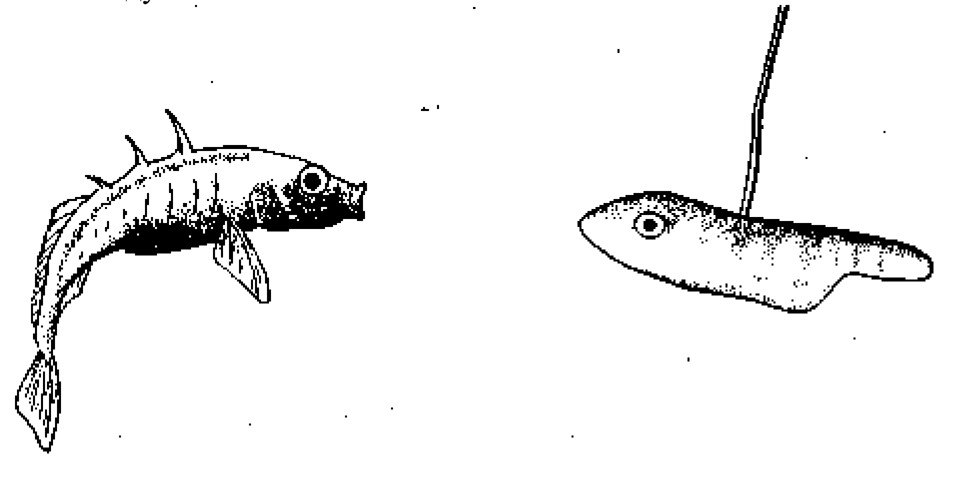


Рис. 14. Самец трехиглой колюшки ухаживает за грубым макетом самки.

Самку с икрой можно аналогичным образом заставить реагировать на модель самца. И

тут будет достаточно самой грубой подделки, лишь бы нижняя часть макета была красной, а глаза ярко-голубыми. Остальные детали не важны. Если такую модель перемещать вокруг самки, очень поверхностно имитируя зигзагообразный танец, самка развернется и приблизится к ней. Если теперь модель «поплывет» прочь, самка последует за ней и можно даже заставить ее попытаться проникнуть в любую дырку на дне аквариума, продемонстрировав моделью самца «вход в гнездо» (рис. 15). В самом гнезде нет необходимости, движения модели – достаточный стимул для реакции самки.

В этих случаях рыба реагирует не только на перемещения партнера, но и на некоторые черты его формы и окраски. Если у макета самки «брюхо» не вздуто, танец самца, если и будет стимулироваться, то очень слабо. Если у модели самца нижняя часть не красная, самка не проявит к ней интереса. С другой стороны, все прочие детали практически не важны, поэтому легче запустить брачное поведение самца, используя очень грубую, но «икряную» подделку, чем живую, но не готовую к размножению самку. Однако сами по себе ни вздутое, ни красное брюхо, сколько бы их ни предъявлять, не вызывают синхронной реакции у соответствующего пола. Она возникает только в ответ на определенное движение, которое таким образом и обусловливает точную синхронизацию событий.

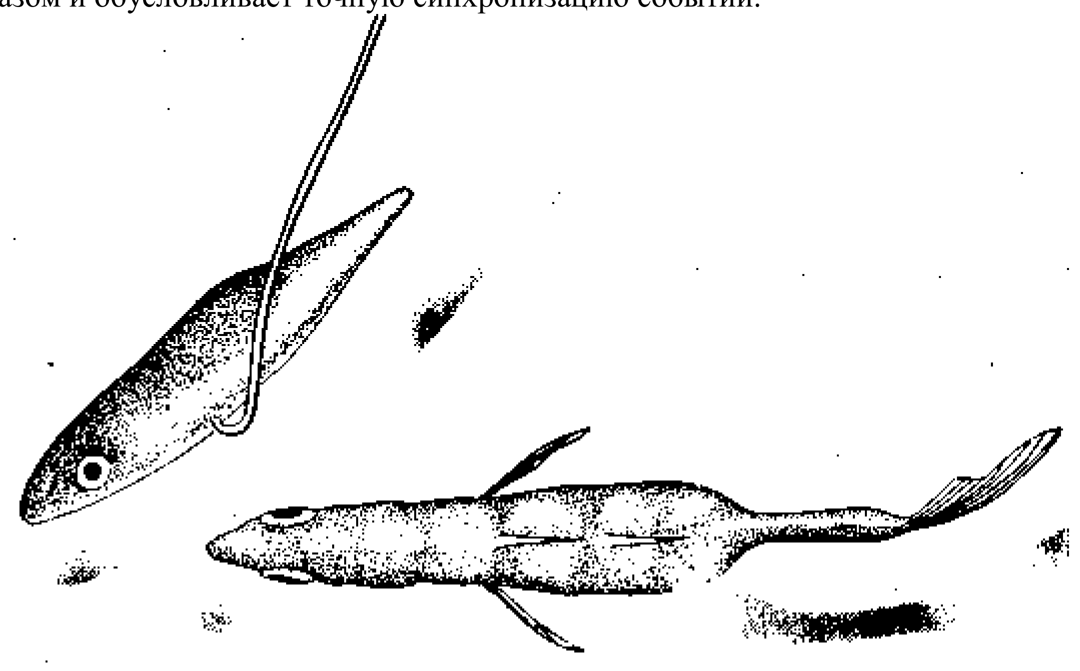


Рис. 15. Самка трехиглой колюшки следует за макетом самца, «показывающим вход в гнездо». Вид сверху.

Брачное поведение трехиглой колюшки – это сложный ряд таких сочетаний сигнал – ответ, приводящих в конечном итоге к оплодотворению самцом икринок сразу же после их выметывания самкой. Наблюдать подобные действия и проводить описанные выше опыты с моделями совсем не трудно. Эта рыба легко размножается в аквариуме емкостью около 20 л. На дно следует насыпать песок и поместить побольше зеленой растительности, включая нитчатые зеленые водоросли.

С такими сигнальными движениями, непосредственно обеспечивающими высокую точность синхронизации, связано брачное поведение многих видов.

Соблазнение и умиротворение

Даже когда животное сексуально возбуждено, оно не всегда сразу же реагирует на ухаживание партнера. Преодоление нежелания самки спариться может потребовать много времени. Так, Зигзагообразный танец колюшки не всегда немедленно вызывает ее реакцию. Самка может нерешительно приблизиться к самцу и остановиться, когда он попытается

увести ее к гнезду. В этом случае самец возвращается и снова исполняет зигзагообразной танец. После нескольких его повторов самка в конце концов иногда (но не всегда) соглашается следовать за ним и входить в гнездо.

Сходное повторение сигналов необходимо, когда самка уже в гнезде. Чтобы она выметала икру, самец должен ее как следует «потормошить». Если убрать его сразу, после того как самка вошла в гнездо, икрометания не произойдет. Однако, если мягко дотрагиваться до нее стеклянной палочкой, имитируя совершаемое самцом тормошение, икра будет отметана так же легко, как и в случае стимуляции, исходящей от него самого. И самец, и палочка должны дотрагиваться до самки многократно.

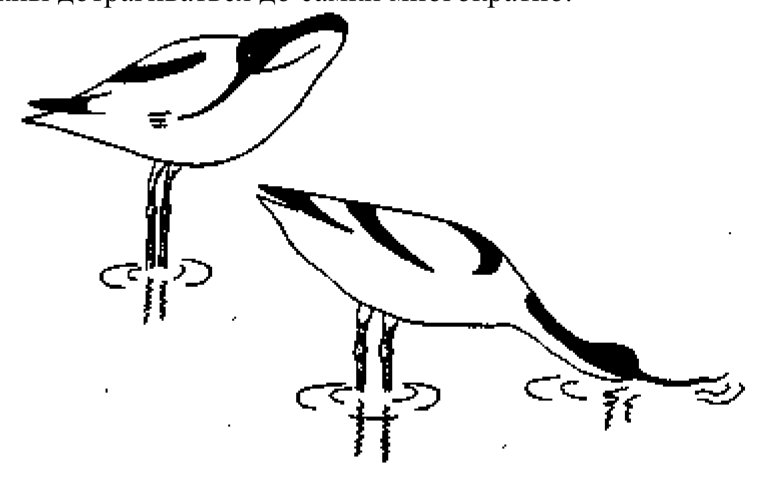


Рис. 16. Предкопуляционная демонстрация у шилоклювки.

У многих видов такое повторение сигналов – правило. Например, копуляции шилоклювок предшествуют любопытные ужимки: самец и самка стоят рядом и как-то торопливо, «нервно» чистят свои перья. Спустя некоторое время самка прекращает охорашиваться и вытягивается горизонтально (рис. 16). Это сигнал, что она готова к спариванию. Только теперь самец взлетает на нее, и происходит копуляция. Иногда он реагирует не сразу, а через некоторое время.

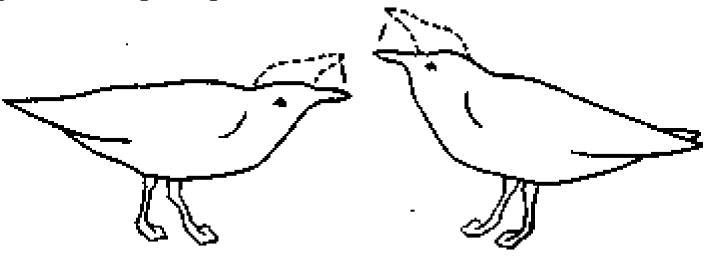


Рис. 17. Предкопуляционная демонстрация у серебристой чайки.

У серебристой чайки копуляции предшествует аналогичное вступление. И самец, и самка неоднократно вскидывают вверх головы, каждый раз издавая при этом мягкие, мелодичные призывы (рис. 17). В данном случае инициативу берет на себя самец: после ряда таких сигналов он неожиданно вскакивает на самку и спаривается с ней.

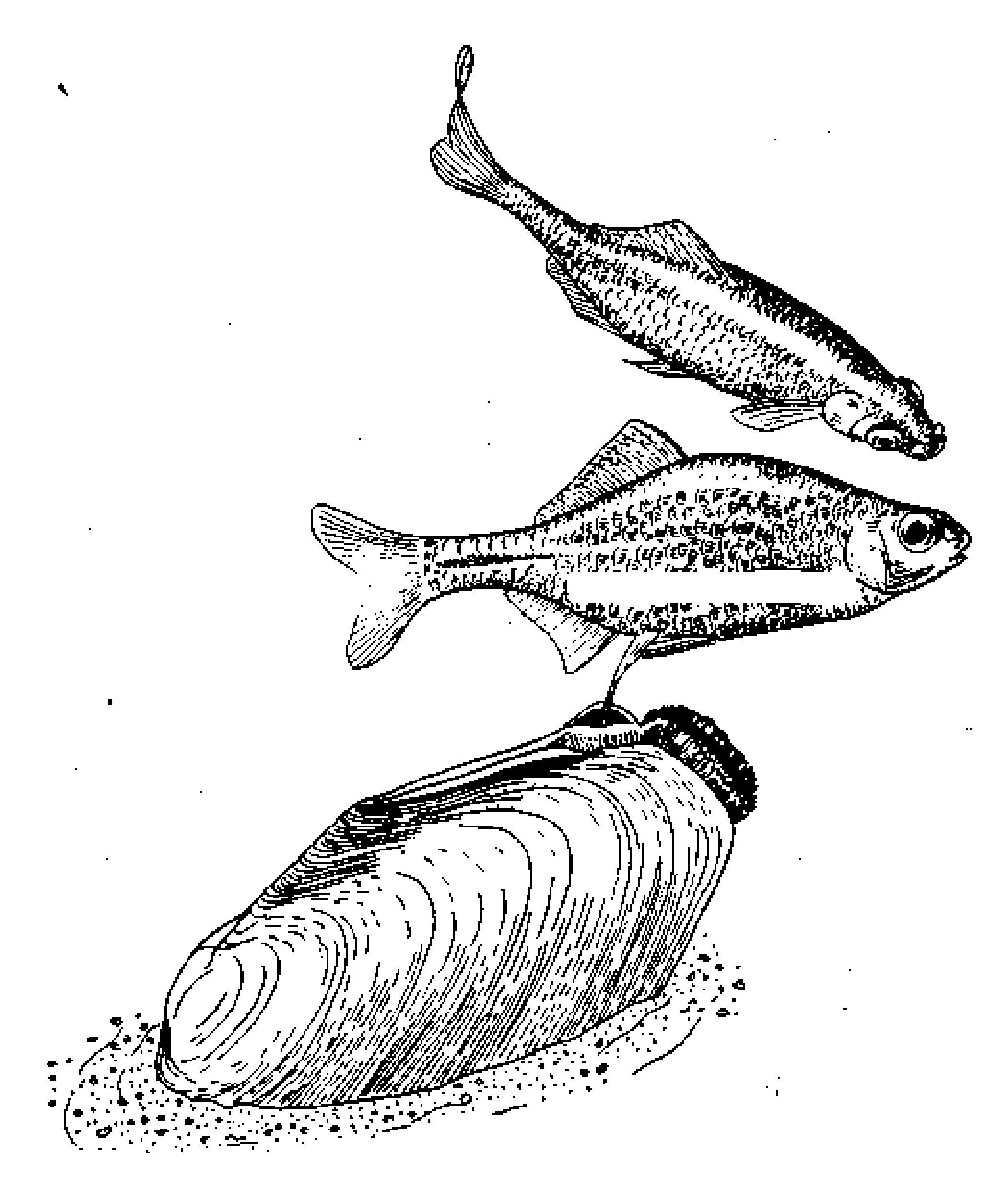


Рис. 18. Самец горчака ухаживает за самкой во время икрометания.

Иногда «соблазнение» выполняет другую функцию. У многих птиц, да и у других животных самцы в сезон размножения становятся очень агрессивными. В самом деле, большинство сражений в природе происходит весной между соперничающими самцами. В этих драках вся причина. Поскольку нападения всегда направлены против самца-соперника, самка должна отличаться от него, чтобы не быть атакованной. У таких видов, как зяблик, горихвостка или фазаны, этой цели частично служат различия в оперении. Однако у многих других видов, например у крапивника, окраска обоих партнеров почти одинакова, поэтому самке, чтобы подавить агрессивность самца, приходится особым образом себя вести. Значит, задача такого «самочьего ухаживания» – постараться не спровоцировать нападения. Если самец-чужак либо спасается от демонстрирующего агрессивность хозяина территории (что немедленно индуцирует преследование), либо хорохорится и угрожает в ответ (что также вызывает демонстрацию агрессивности), самка ничего такого не делает. У рыбы горчака *(Rhodeus amarus)* в ответ на первую атаку она либо спокойно отступает, либо избегает столкновения, проплывая под самцом. Видимо, после этого самец уже не способен напасть на нее, спустя некоторое время полностью утрачивает агрессивность и начинает ухаживание (рис. 18). Сходное ненавязчивое умиротворение можно наблюдать у многих цихловых рыб. В других случаях самка демонстрирует инфантильное поведение, т.е. прибегает к такому же способу умиротворения, что и потомство, возможно, стимулируя тем самым у самца

родительские побуждения. Именно поэтому у очень многих видов самцы при ухаживании кормят самок; уже говорилось, что такое свойственно серебристой чайке. Однако у некоторых видов умиротворяющая поза при ухаживании отличается от используемой ювенильной особью. Самка (а иногда и оба партнера) демонстрирует поведение, которое во многих смыслах является противоположным угрожающему. Когда, например, обыкновенные чайки *(Lams ridubundus)* встречаются в сезон размножения, они применяют «впередсмотрящую демонстрацию», опуская голову и направляя клюв друг на друга (вкладка 2, вверху). Эта угрожающая поза подчеркивается коричневой окраской их «лица» вокруг клюва, являющегося серьезным оружием. В то же время половые партнеры демонстрируют свои лучшие намерения с помощью, так сказать, «отмашки головой» (вкладка 2, внизу), т.е. вытягивая вверх шеи, резким рывком отворачиваются друг от друга. При этом, поскольку оба пола достаточно агрессивны, самец умиротворяет самку, а самка – самца.

У некоторых тенетных пауков самец посещает самку на ее паутине. В данном случае он должен ее умиротворить, чтобы она не приняла его за добычу.

Пространственное управление брачным поведением – еще одна важная функция ухаживания. Наиболее очевидный ее пример – привлечение. Многие певчие птицы, например соловьи, проводят зиму вдали от гнездовых участков. Самцы, как уже говорилось выше, возвращаются с юга гораздо раньше самок. Как же самки их находят? По песне. Многие птицы привлекают противоположный пол какими-нибудь громкими звуками. У соловья эти призывы приятны человеку, поэтому он называет их песней. А вот весенние крики самца серой цапли *(Ardea drier ea)* очень грубы и человеческому уху отвратительны. Однако самку этого вида они привлекают и выполняют точно такую же функцию, что и соловьиное пение. К той же категории звуков относятся треск козодоя, барабанная дробь дятла и кваканье жаб (вкладка 3, внизу). Пение многих птиц так точно настроено на привлекающую функцию, что достигает максимальной громкости, когда самец одинок, и прекращается, как только у него появляется самка. Здесь перед нами опять же столкновение различных интересов. Пение служит для привлечения самок (и, как будет показано ниже, для отпугивания самцов-соперников), но опасно для самца, поскольку выдает его хищникам. Природа, как всегда, пошла на компромисс: песня звучит до тех пор, пока действительно нужна или по крайней мере пока ее преимущества перевешивают недостатки.

Поскольку многие животные глухи (только позвоночные и некоторые другие группы составляют исключение), звуковые демонстрации встречаются относительно редко. Они хорошо развиты у птиц, жаб и лягушек, а также у ряда насекомых, включая сверчков и кузнечиков. У этих животных сформировались особые органы, предназначенные исключительно для издавания звуков.

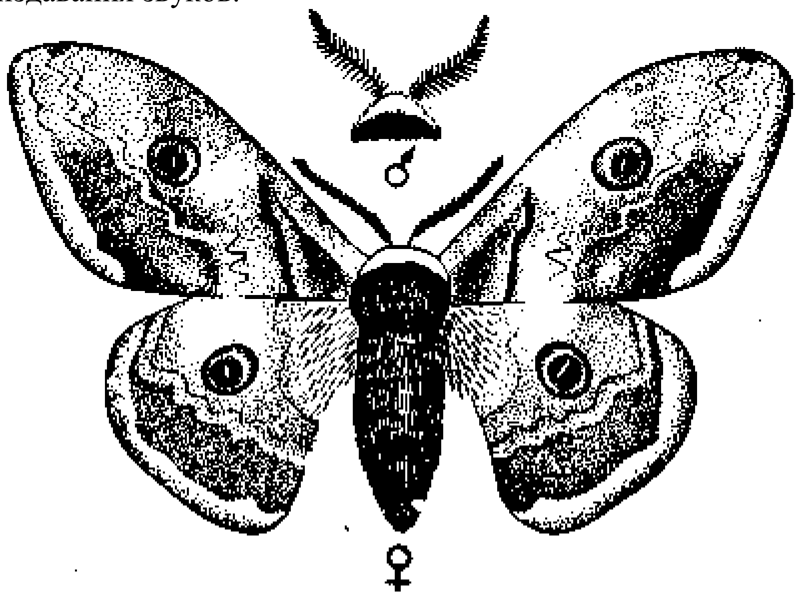


Рис. 19. ***Saturnia pyri.*** **У самца на антеннах сильно развиты хемо-рецепторные органы.**

Другие группы используют для привлечения противоположного пола запах. Крайнее выражение этой способности наблюдается у бабочек. Некоторые исследования проводились на семействе мешочниц (Psychidae), которое и будет рассмотрено в качестве примера. Самка здесь утратила способность к полету и практически бескрыла. Вскоре после выхода из куколки она покидает трубчатый чехол из листьев, в котором проходило ее предшествующее развитие, и подвешивается к нему снизу. Самцы могут летать. Выйдя из куколки, они оставляют чехол и отправляются на поиски самок. Их путь направляется запахом, испускаемым девственной самкой. Такой способ привлечения высоко развит и у многих других бабочек, включая виды павлиноглазок *(Saturnia,* рис. 19) и коконопрядов *(Lasiocampa),* причем самец часто способен отыскать самку на весьма значительном расстоянии, поскольку его органы обоняния, расположенные на перистых антеннах, высокочувствительны. Гусениц этих видов нетрудно обнаружить, собрать, дать им окуклиться и выйти из куколки, чтобы затем пронаблюдать, как в дом залетают посторонние самцы, привлеченные запахом девственных самок.

У многих видов важно зрительное привлечение. Оно прекрасно развито у трехиглой колюшки. Самец приобретает особенно яркую брачную окраску, окончив строить гнездо. Его красное брюхо становится еще более насыщенным по цвету, а темный оттенок спины сменяется флуоресцирующим голубоватым. Одновременно меняется и его поведение. Если во время постройки гнезда самец движется мягко, избегая рывков, то теперь он мечется по своей территории, что вместе с броским внешним видом делает его заметным издалека.

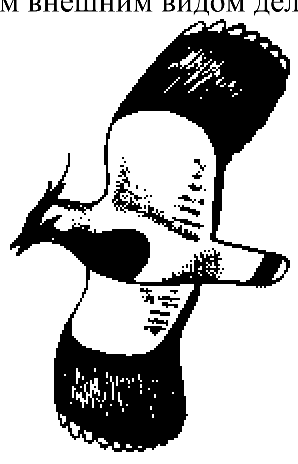


Рис. 20. Чибис в полете.

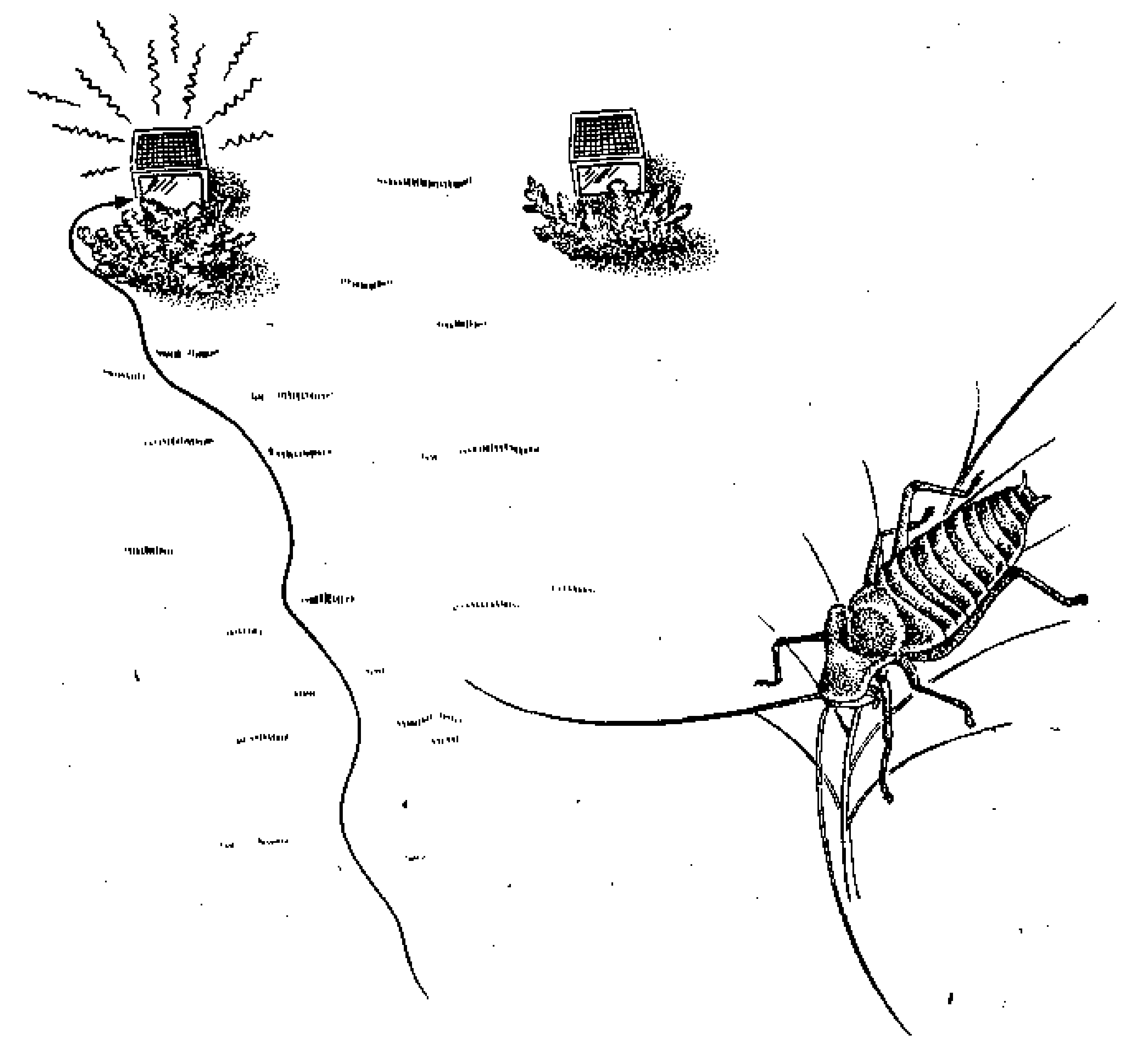


Рис. 21. Эксперимент, демонстрирующий функцию песни у кузнечикового *Ephippiger.*

Многие птицы дополняют звуковое привлечение зрительными демонстрациями. Это наиболее развито у видов обширных равнинных пространств. Так, в частности, специализированы многие кулики арктической тундры и европейских болот (рис. 20). Причем опять же часто наблюдается сочетание броской окраски и особых движений. Чибис, большой веретенник, чернозобик – лишь некоторые типичные примеры. У других видов специализированы только привлекающие движения, а внешность неприметная, к ним относятся наиболее уязвимые для хищников певчие птицы типа коньков и жаворонков. Встречается и чисто цветовая специализация. У самца турухтана *(Philomachus pugnax)* нет особого брачного полета или призывной песни, но он может рассчитывать на окраску своего горлового оперения. Впрочем, у него развилось другое сигнальное движение: время от времени самцы на «току» поднимают крылья, светлая нижняя сторона которых делает их очень заметными (вкладка 4, вверху). Такой демонстрацией они в основном реагируют на пролетающих вдали самок; по-видимому, она их привлекает. Эти токующие птицы применяют и так называемый «принцип клумбы»: когда они собираются вместе, их индивидуальные расцветки сочетаются друг с другом и образуется крупное пестрое пятно, напоминающее клумбу.

Лишь в немногих из этих случаев привлекающее действие доказано экспериментально. Так, ясно, что самки колюшки реагируют на красный цвет брюха самца, модели с другой окраской на них не действуют. Роль звука изящно продемонстрирована для различных кузнечиковых. Один из таких опытов изображен на рис. 21. В клетке, спрятанной в зарослях вереска, держали стрекочущих самцов эфиппигера *(Ephippiger);* в другой клетке находилось столько же самцов, которые не могли издавать звуков, потому что их стридуляционные органы были склеены экспериментатором. Это простейшая операция, позволяющая таким бескрылым формам свободно осуществлять любую другую активность. На расстоянии 25 м от клеток были выпущены готовые к спариванию самки. Они безошибочно устремились к клетке со стрекочущими самцами.

Эксперименты такого типа подтверждают выводы, сделанные выше относительно привлекающего воздействия различных типов демонстраций, хотя, конечно, у экспериментаторов еще много работы.

Ориентационная функция ухаживания не ограничивается привлечением. Во время самого спаривания партнеры должны привести свои копуляционные аппараты в соприкосновение, что опять же требует направляющих действий. Это особенно хорошо заметно на примере многих насекомых, самцы которых обладают сложной системой класперов, требующих точной подгонки к соответствующим «обратным» частям полового аппарата самки. Однако и у проще устроенных животных типа птиц такая проблема тоже существует: самец не может привести свою клоаку в соприкосновение с клоакой самки, не реагируя предварительно на поступающие от последней ориентационные стимулы. Впрочем, об этих поведенческих механизмах известно слишком мало.

Репродуктивная изоляция

Межвидовая гибридизация происходит в природе исключительно редко. Это лишь отчасти объясняется неодинаковыми требованиями видов к местообитанию. Действительно, близкородственные формы, размножающиеся в отдаленных друг от друга географических областях или живущие в одной области, но размножающиеся в различных биотопах, предохранены от скрещивания пространственной изоляцией. Однако, даже если бы ее не существовало, обычным способом им не скреститься. Это обусловлено тем, что многочисленные сигналы, служащие для привлечения, соблазнения, умиротворения и синхронизации, у каждого вида совершенно своеобразны. Видоспецифична и соответствующая реакция. У каждого животного существует врожденная тенденция как подавать особые, свойственные только своему виду сигналы, так и реагировать исключительно на них. Однако в природе часто можно заметить половую реакцию на другой вид. Самцы бабочки сатира, которых я изучал несколько сезонов, начинают ухаживание, преследуя в полете партнера. Это брачное преследование вызывается не только самками сатира, но и другими бабочками, жуками, мухами, мелкими птицами, опадающими листьями и даже их собственной тенью на земле. Как же получается, что они никогда не спариваются с животными других видов? Сходные наблюдения, приводящие к такому же вопросу, можно провести над птицами, рыбами и многими другими животными.

Ответ, по-видимому, стоит искать в цепном характере действий, ведущих к образованию пар и оплодотворению. Когда самка сатира готова к спариванию, она особым образом реагирует на преследование партнера – приземляется. Все прочие виды, как правило, поступают наоборот: потревоженные преследующим их самцом, они улетают с максимально возможной скоростью, так что тот в конце концов от них отстает. Правда, близкородственные виды могут случайно отреагировать на него (вкладка 3, вверху), но никогда не наблюдалось, чтобы это привело к спариванию. У колюшек в принципе сходное поведение. Самец может среагировать на мелкого линя, привлеченного на его территорию зигзагообразным танцем. Однако для продолжения брачного поведения необходимо, чтобы партнер к нему подплыл. Даже если линь случайно так и поступит, он должен затем

следовать за самцом к гнезду, вползать туда и выметывать икру до эякуляции колюшкой спермы. Другими словами, самка другого вида должна продемонстрировать правильную серию реакций на полную последовательность действий по ухаживанию, включая заключительное «тормошение». А это настолько невероятно, что никогда не наблюдалось. Знаковых стимулов каждой отдельной реакции цепочки бывает и недостаточно для предотвращения реакции на другой вид, но, поскольку все эти реакции запускаются различными стимулами, их совокупности, как правило, хватает, чтобы межвидового спаривания не произошло. Это очевидно в случае видов с «взаимным» ухаживанием, так как здесь каждый пол демонстрирует серию специфических брачных действий. Но даже у таких видов, как бабочка сатир, у которых самка просто сидит на месте, пока самец выполняет сложный ритуал ухаживания, она последовательно стимулирует его; эксперименты показали, что каждое действие самца, описанное в гл. 1, запускается специфическим стимулом.

Такая специфика особенно важна в случае близкородственных видов. Как будет показано ниже, их поведенческие особенности, как и морфологические признаки, всегда очень сходны. Прошло слишком мало эволюционного времени для приобретения существенных различий. Однако у таких видов всегда наблюдается какое-либо четкое несовпадение брачных ритуалов, по крайней мере если пространственная (географическое или экологическое) или временная (неодинаковые сезоны размножения) изоляция не устранила в нем необходимости. Например, брачным поведением десятииглая колюшка *(Pungitius pungitius)* достаточно похожа на своего трехиглого сородича. Однако у самцов этих видов развилась весьма различная брачная окраска. У десятииглой колюшки самец весной черный как смоль (рис. 22). Этот цвет так же привлекает десятииглых самок, как красный – трехиглых. Вместе с некоторыми незначительными поведенческими различиями неодинаковой окраски достаточно для того, чтобы скрещивание происходило редко.

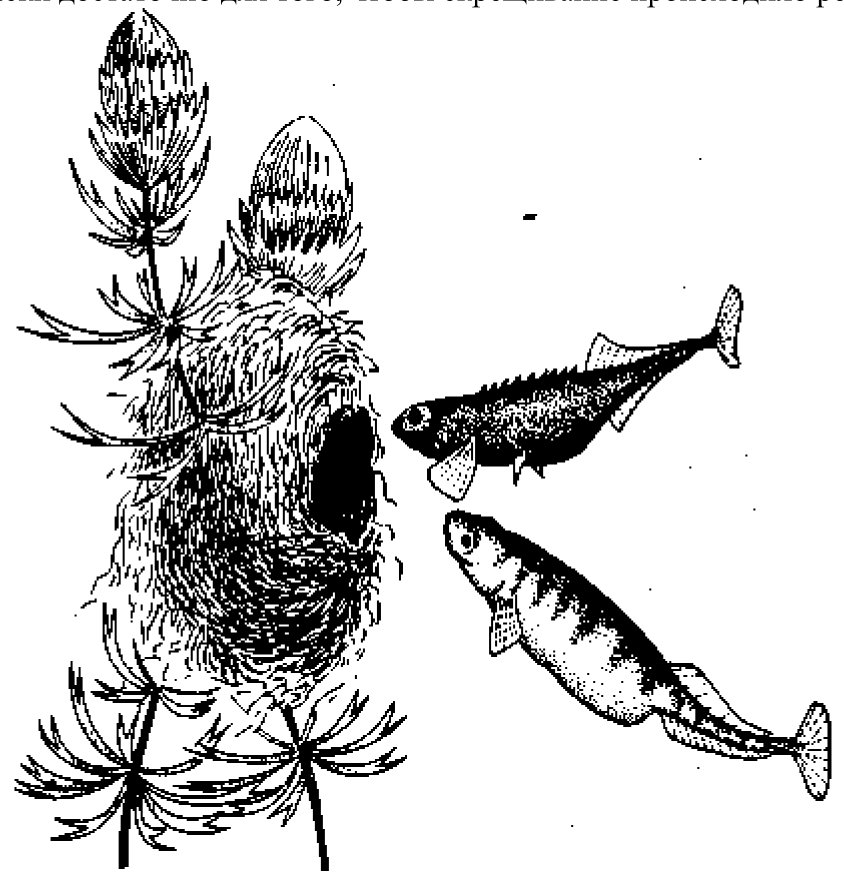


Рис. 22. Самец десятииглой колюшки показывает самке вход в гнездо.

Систематическое исследование проблемы репродуктивной изоляции проводилось на плодовых мушках *(Drosophila).* Первые результаты показывают, что попытки спаривания

между разными видами прерывались на различных стадиях ухаживания, зависящих от используемых в опыте таксонов. Если такое прерывание происходит в серии наблюдений строго в определенный момент, значит, речь идет о специфической реакции, которую не может запустить партнер. Полученные на сегодняшний день результаты показывают, что в некоторых случаях правильный стимул не удается подать самцу, в других же «ошибку» делает самка.

Заключение

Этот очень краткий и фрагментарный обзор, возможно, достаточен для того, чтобы продемонстрировать сложную природу поведенческих схем, обеспечивающих сотрудничество партнеров по спариванию. Было показано, что следует различать четыре типа функций, выполняемых ухаживанием. Это не означает, что каждое отдельное действие при ухаживании служит только одной из этих целей. Например, зигзагообразный танец самца колюшки, безусловно, обеспечивает синхронизацию, соблазнение, ориентацию и репродуктивную изоляцию, хотя различия в брачной окраске трехиглой и десятииглой колюшек объяснимы только с точки зрения изоляции. Известны также действия, связанные с синхронизацией и соблазнением, но не с ориентацией: например, самки бабочки сатира могут быть «настроены» и соблазнены ухаживанием одного самца, а затем спариться с другим. Это означает, что первый самец не ориентировал реакцию самки в свою сторону. Аналогичным образом у голубей настойчивое воркование самца не столько ориентирует на него голубку, сколько способствует овуляции ее гонад. У различных видов близкородственных дарвиновых вьюрков с островов Галапагос, как выяснилось, почти идентичные способы ухаживания за самками, однако межвидового скрещивания не происходит. Здесь репродуктивная изоляция обеспечивается отчасти различными экологическими нишами, а отчасти тем, что каждый партнер специфически реагирует на свойственную только его виду форму клюва, которая связана с особенностями потребляемой пищи. В данном случае ухаживание не имеет ничего общего с репродуктивной изоляцией и служит совсем другим задачам.

Во всех этих примерах ухаживание, как бы различны ни были его функции в деталях, характеризуется одной общей чертой – подачей сигналов, на которые реагирует партнер. Ниже природа и функция этих сигналов будут обсуждаться подробнее. Тогда станет ясно, что многие выводы и обобщения остаются пока гипотезами, поскольку экспериментальные данные еще слишком фрагментарны. Весьма полезно в этом смысле продолжение экспериментов с моделями.

Глава 3. Семейная и групповая жизнь

Введение

Если в гл. 2 рассматривались взаимоотношения между двумя партнерами, направленные на достижение одной цели, сотрудничество внутри семьи сложнее, поскольку охватывает взаимоотношения не только между самцом и самкой, но и между родителями и потомством. Цели их деятельности также сложнее. Родители должны обеспечить убежище и пищу своему потомству, а также защитить его от хищников. При выполнении всех этих функций деятельность особей должна быть согласована во времени и ориентирована. Другие тенденции, которые могли бы ей помешать, требуют подавления. Так, у многих видов потомок генерирует стимулы, в принципе вызывающие у родителей пищевую реакцию. В другом случае исходящие от них стимулы способны запускать у потомка реакцию избегания. Кроме того, необходима репродуктивная изоляция, т.е. предотвращение реакции на потомка или соответственно родителя, относящегося к другому виду; такие реакции означали бы

снижение эффективности поведения, а это в свою очередь – проигрыш в борьбе за существование. Далее, ситуация включает в себя новый элемент, отсутствовавший или по крайней мере не выступавший на первый план в отношениях между половыми партнерами, а именно защиту потомства от хищников. Это один из способов компенсировать беспомощность молодых особей.

Однако ни подавление посторонних побуждений, ни предупреждение межвидового сотрудничества не могут сравниться с такими сильными стрессами, как в случае брачного поведения, и, вероятно, именно поэтому семейные взаимоотношения не включают столь сложных церемоний, которые наблюдаются порой при ухаживании. Поскольку каждая церемония, т.е. использование сигналов, делает демонстрирующую их особь заметной, а следовательно, уязвимой, такие действия смогли развиться в процессе эволюции только тогда, когда их выгода перевешивала неизбежные недостатки. Другими словами, они не появились бы без крайней необходимости. Это могло бы показаться странным, если учесть изобилие сигналов, используемых различными видами, но сомнения исчезают, когда убеждаешься в жизненной важности таких сигналов. Обычно мы считаем социальное сотрудничество, например выращивание птенцов птицами-родителями, чем-то само собой разумеющимся. Однако оно выглядит так просто потому, что для нас привычно. Вместо того чтобы возмущаться, когда ненормальные родители бросают своих детей, следовало бы удивляться тому, что большинство родителей этого не делают, а стараются довести свою непростую и тяжелую работу до конца.

Сначала мы рассмотрим организацию семьи, а затем – группы, проанализировав в обоих случаях природу отношений, на которых основана эта организация.

Семейная жизнь

Когда серебристой чайке случится найти на своей территории чужое яйцо до того, как у нее появилась собственная кладка, она не станет насиживать его, даже если оно лежит прямо в ее гнезде. И не потому, что птица не признает его за собственное – обычно она не способна отличать свои яйца от соседских. Дело в том, что у нее еще отсутствуют какие-то внутренние факторы, без которых реакция насиживания невозможна. Вне сезона размножение яйцо для чайки – просто пища. Незадолго перед откладкой собственных яиц и в самке, и в ее партнере происходят внутренние изменения, в результате которых их нервная система приобретает способность реагировать на стимул-ситуацию «яйцо в гнезде» насиживанием. Главный ответственный за это внутренний фактор у голубя и совы и, почти наверняка, у чайки – секретируемый гипофизом гормон пролактин. Однако способность к насиживанию определяется не только им, поскольку птица, хотя иногда и сидит в пустом гнезде, делает это редко и в любом случае недолго. Необходимы сами яйца; от них исходят зрительные и осязательные стимулы, запускающие у снесшейся птицы адекватную реакцию. Следовательно, здесь перед нами опять временная согласованность стадий: грубая гормональная синхронизация и более тонкая настройка поведения сигналами, вызывающими немедленный ответ.

Когда вылупляются птенцы, поведение родителей снова изменяется: Вступают в действие новые его программы типа выкармливания и охраны потомства. Эти программы у разных видов опять же неодинаковы, и было бы полезно обсудить побольше типов родительского поведения, встречающихся в природе. Однако рамки этой книжки нам этого не позволяют. Я могу лишь подчеркнуть необходимость в дальнейших (даже в чисто описательных) исследованиях, поскольку наши знания здесь еще очень неполны.

Переход от заботы о яйцах к заботе о потомстве также подчиняется грубой внутренней синхронизации, корректируемой более тонкой, обусловленной внешними стимулами. Так, в начале насиживания птица отрицательно реагирует на разбитое яйцо или птенца, однако к концу этого периода такие раздражители ее не тревожат, даже если появляются за несколько дней до вылупления собственного потомства. Следовательно, в ходе насиживания птица

внутренне готовится к следующей фазе жизни. Природа этих внутренних изменений неизвестна. Точно установлено, что опять необходим пролактин, но, поскольку он активирует и насиживание, требуется и что-то еще.

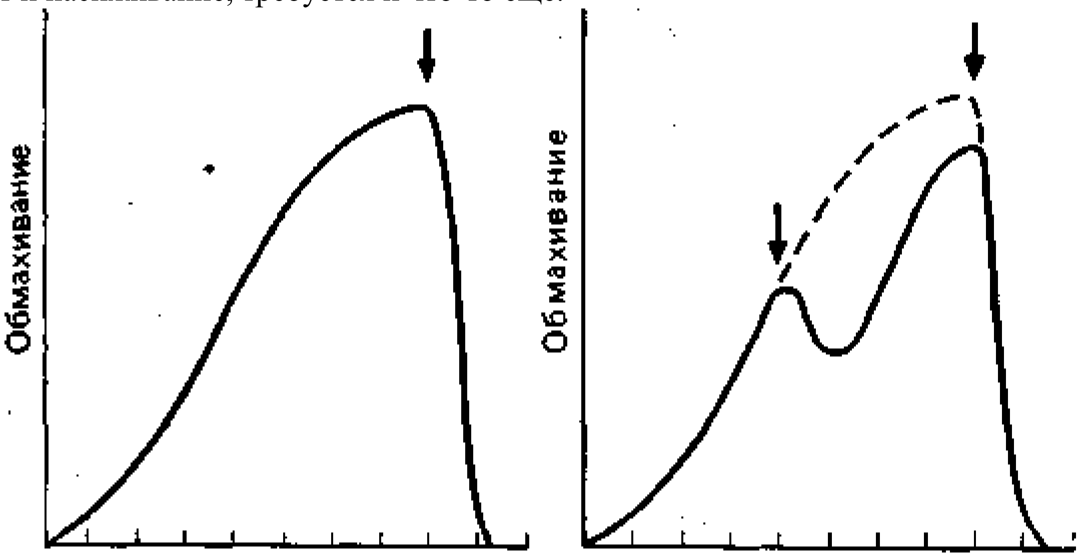


Рис. 23. ***Слева.*** **Время, затрачиваемое на «обмахивание» икры самцом трехиглой колюшки в течение десяти дней после икрометания. Стрелка указывает день выклева мальков.** ***Справа.*** **График «обмахивания» при замене на четвертый день собственной икры икрой, готовой к выклеву. Вторая стрелка показывает «автономный» пик «обмахивания», не индуцированный чужой икрой.**

Внешние стимулы обеспечивает птенец. В отношении некоторых птиц есть данные, что он стимулирует родителя, еще находясь в яйце. Скорее всего тот реагирует на писк, который слышен перед вылуплением.

Если собственную икру колюшки подменить более развитой, самец «признает» мальков-подкидышей и станет их охранять, причем «обмахивание» гнезда в момент выклева приемного потомства резко ослабнет. Однако полностью эта деятельность не прекратится и достигнет второго, более низкого, чем в норме, пика (рис. 23) в то время, когда положено появиться на свет его собственным малькам, если бы сохранилась исходная икра. Поскольку самец с ней уже не взаимодействует, второй пик, по всей видимости, обусловлен внутренними факторами.

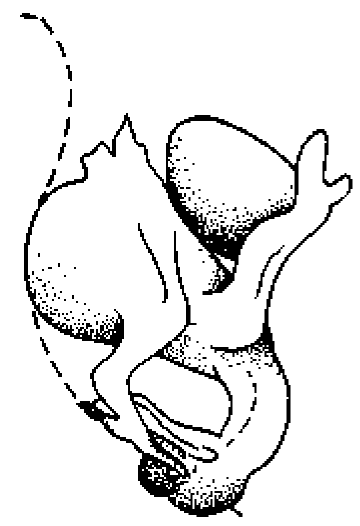


Рис. 24. Кукушонок, выбрасывающий из гнезда яйцо приемных родителей.

Как только родители вступили в фазу заботы о потомстве, их деятельность, например кормление молоди, должна синхронизироваться с потребностями последней. С этой точки

зрения лучше всего изучены опять же птицы. У многих певчих видов птенец, чтобы позволить родителю накормить себя, должен раскрыть клюв. В противном случае птица-родитель смотрит на него, затем «беспомощно» оглядывается по сторонам, как будто недоумевает, что произошло. Она может прибегнуть к особому социальному поведению, стимулирующему потомка, например коснуться его или издать тихие призывы. Если и это не помогает, родитель обычно проглатывает принесенный корм. Природа часто дает нам возможность пронаблюдать за ее собственными экспериментами. Так, наиболее показательна реакция певчих птиц на кукушонка *(Cuculus canorus).* Когда кукушка откладывает свое яйцо в гнездо горихвостки *(Phoenicurus phoenicurus),* птенец из него обычно вылупляется несколько раньше, чем из яиц приемных родителей. Вскоре после вылупления кукушонок выбрасывает из гнезда прочие яйца, а если за это время из них вылупляются птенцы – то и их (рис. 24). Он кладет их на спину и, пятясь назад, переваливает через край гнезда. Несчастные птенцы горихвостки гибнут от холода и голода. Они могут даже лежать на краю гнезда – все равно родители «не догадываются» вернуть их назад или обогреть и накормить там, где они находятся. Дело в том, что, поскольку кукушонок раскрывает клюв гораздо шире, родители собственных птенцов просто игнорируют – они не получают от них необходимых стимулов. В случае некоторых хищных птиц наблюдалось, что порядок кормления птенцов полностью зависит от интенсивности выпрашивания ими пищи. Самый активный в этом смысле первым получает корм. Таким образом птенцы обычно соблюдают своего рода очередь, поскольку интенсивность выпрашивания зависит от того, насколько каждый из них голоден. Если же один из них слаб с самого начала (это часто случается у луней и различных сов), не исключено, что он будет получать слишком мало пищи, в результате выпрашивать ее все слабее и в конечном итоге погибнет.

Не только родители должны реагировать на детей, но и дети – на родителей, в частности для согласования во времени своего выпрашивающего поведения с присутствием корма. Постоянное выпрашивание, как и любой другой тип демонстрации, опасно, и такую роскошь могут себе позволить лишь немногие виды. Это было показано для некоторых селящихся в дуплах птиц, например дятлов. Но даже здесь несвоевременное выпрашивание может привести к печальным последствиям. Известно, что домовый сыч грабит гнезда таких дупловых птиц, как скворцы, и я сам видел, как ястреб одного за другим вытаскивал из дупла пищащих, птенцов черного дятла. Как правило, выпрашивание ограничивается короткими интервалами появления на гнезде одного из родителей с пищей. Это обеспечивается реакцией птенцов на стимулы, исходящие от родителя. У дрозда, например, они раскрывают клювы, когда гнездо слегка встряхивается севшей на него взрослой птицей. Позднее, когда открываются глаза, они начинают реагировать на зрительные стимулы. Кроме того, потомство некоторых видов примерно через неделю после выхода из яйца способно реагировать на родительский голос. Птенец серебристой; чайки стимулируется к выпрашиванию «мяукающим» призывом; в ответ на него он подбегает к родителю и начинает клевать его в конец клюва; после нескольких неудачных попыток ему удается ухватить принесенную еду и проглотить ее. Спустя еще несколько дней птенец уже различает своих родителей индивидуально и выпрашивает корм только у них. Цыплята домашней курицы более независимы и с самого начала питаются самостоятельно. Однако они сбегаются к матери, реагируя на ее особые призывы и движения, когда она находит что-либо съедобное.

Как должно быть ясно из этих нескольких примеров, функции синхронизации и ориентации обычно выполняются одними и теми же стимулами. Родители подают потомству сигнал не только типа «пора есть», но и «пища здесь».

Умиротворение, или подавление неадекватных реакций, ставит новые и весьма интересные проблемы. Например, у многих рыб молодь столь крохотна, что вполне сравнима с существами, употребляемыми родителями в пищу. Это относится, в частности, к колюшковым и цихловым – двум группам, у которых ярко выражена забота о потомстве. Как родителям удается не поедать собственных детей? У цихловых, «вынашивающих» мальков

во рту, эта проблема решается относительно просто. Пока самка *Tilapia natalensis* держит во рту потомство, она просто не питается; пищевой инстинкт полностью подавлен, а вместе с ним автоматически устраняется опасность проглотить молодь. Однако другие цихловые заботятся о потомстве так же, как и самец колюшки: они хватают отбившихся от стаи мальков и возвращают их назад. При этом их пищевой инстинкт не угасает, и они охотно поедают дафний, червей-трубочников и другую добычу на протяжении всего сезона размножения. Лоренц сообщает о крайне интересном и забавном случае, демонстрирующем способность родителей различать пищу и собственное потомство. Многие цихловые в сумерки уводят мальков в своего рода «спальню», т.е. в яму, вырытую на дне. Однажды Лоренц с несколькими своими студентами наблюдал самца, собирающего потомство именно с этой целью. Только что захватив в рот одного из мальков, тот заметил необыкновенно аппетитного червячка; остановившись, самец несколько секунд смотрел на добычу и как будто колебался. Наконец, после непродолжительного «мучительного размышления» он выплюнул малька, схватил червяка и проглотил его, затем снова подобрал потомка и отнес его домой. Наблюдатели не могли удержаться от аплодисментов!

У многих птиц подросший птенец, приобретая облик взрослой особи, начинает «раздражать» своих родителей, т.е. одним своим видом стимулировать их агрессивность. Потомок может некоторое время избегать нападений с помощью инфантильного поведения, всегда однозначно понимаемого родителями. Я наблюдал это у серебристой чайки. Молодая птица принимает позу подчинения, которая в каком-то смысле противоположна угрожающей позе взрослой особи, т.е. втягивает шею, наклоняется горизонтально и слегка поднимает клюв (вкладка 5, вверху). Безусловно, неслучайно, что такая же поза принимается самкой, приближающейся к самцу, чтобы «предложить себя» (рис. 25). Однако по мере истечения периода размножения это поведение молодой птицы становится все менее эффективным, поскольку родительский инстинкт у взрослой птицы угасает. Обычно эти отношения сбалансированы так, что родители теряют интерес к потомству уже тогда, когда оно само способно следить за собой.

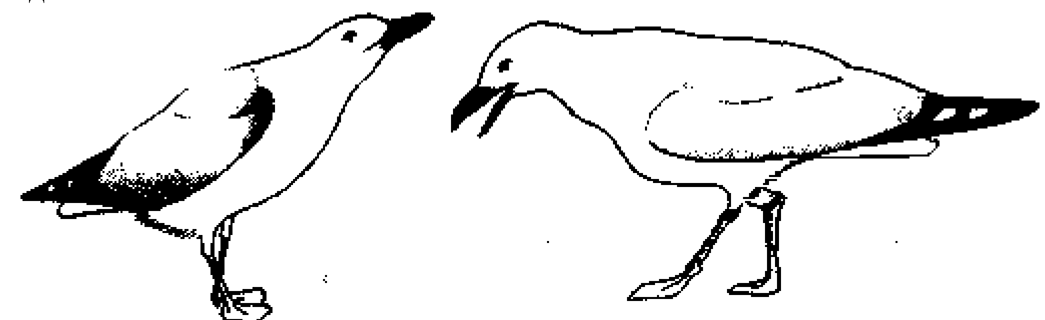


Рис. 25. Самка серебристой чайки *(слева),* предлагающая себя самцу.

Другая система, не позволяющая родителям поедать собственную молодь, выработалась у цихловых рыб. Они едят мальков других видов, однако любопытный процесс научения развивает в них способность отличать свое потомство от чужого. Это было показано в простом эксперименте Нобла. Он подменил икру одной «неопытной» пары, размножавшейся впервые в жизни, икрой другого вида. Рыбы признали выклевавшихся мальков и стали заботиться о них. При этом, встречая мальков собственного вида, они их съедали. Такая пара оказалась «испорченной» навсегда, поскольку в следующий раз, когда ей сохранили собственную икру, мальки были проглочены, как только из нее выклюнулись! Значит, рыбы научились считать своим другой тип потомства.

И напротив, у молоди должна быть как-то подавлена реакция на собственных родителей как на хищников. Так, мальки многих видов спасаются бегством от рыб размером с их родителей. Очевидно, это сделало бы невозможной заботу о потомстве, если бы избегание самих родителей чем-то не предотвращалось. В случае колюшки у меня сложилось впечатление, что самец просто слишком быстро плавает и успевает перехватить мальков, когда они пробуют от него ускользнуть. Забавно наблюдать за таким папашей, пытающимся удержать свое потомство в куче, когда оно изо всех сил старается разбежаться. Как уже

говорилось в гл. 1, мальки, стремящиеся к поверхности для заполнения своего плавательного пузыря воздухом, развивают поразительную скорость, специально приберегаемую для этого действия. В результате они попросту обгоняют отца и успевают подняться наверх и вернуться назад, не оставляя ему шансов поймать беглецов, хотя он все время пытается это сделать. Мальки цихловых полностью доверяют своим родителям; чем это объясняется, я не знаю.

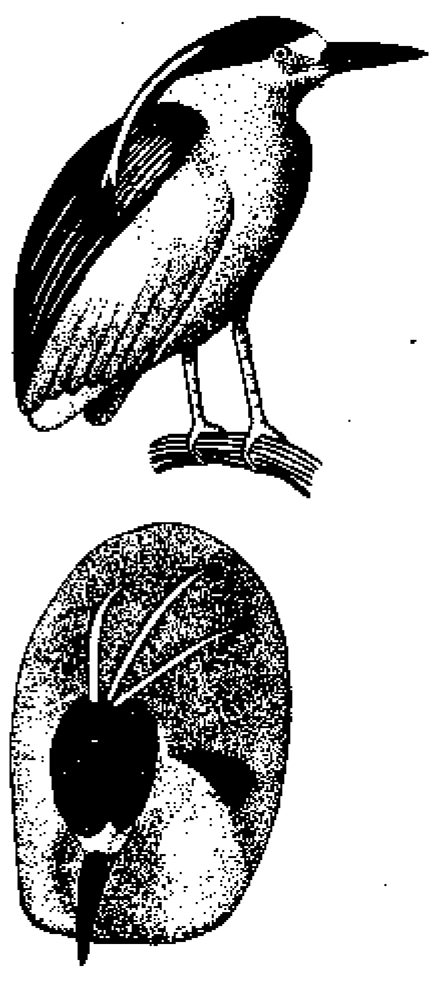


Рис. 26. Кваква в покое *(вверху)* и во время «умиротворяющей церемонии».

Лоренц обнаружил, как кваквам *(Nycticorax nycticorax)* удается «убедить» своих птенцов в своих лучших намерениях. Когда родитель подходит к гнезду, он отвешивает глубокий поклон тому, кто в нем находится, неважно – партнер это или потомок. Кланяясь, птица демонстрирует свою красивую иссиня-черную «шапочку» и поднимает три тонких белых пера, растущих на голове, которые обычно сложены сзади (рис. 26). После такого вступления она заходит в гнездо, где встречает сердечный прием. Однажды, когда Лоренц, взобравшись на дерево, затаился около гнезда квакв, вернулся один из родителей. Привыкшая к наблюдениям ученого птица не обратилась в бегство, но, вместо того чтобы совершить умиротворяющую церемонию, приняла угрожающую позу. Птенец, который не боялся Лоренца, сразу же атаковал своего отца. Это было первое подтвердившееся впоследствии указание на то, что птенец «узнает» своих родителей по свойственному только кваквам (действительно, уникальному среди птиц) умиротворяющему поведению, которое подавляет его защитную реакцию.

О проблеме подавления неадекватных реакций известно немного, однако несколько этих примеров показывают, насколько она интересна. Нетрудно провести некоторые исследования в этом смысле даже в полевых условиях. С учетом рассматриваемой функции становятся понятными многие типы поведения, казавшиеся прежде бессмысленными.

Например, у цихловой рыбы *Hemichromis bimaculatus* родители охраняют потомство по очереди. Рыба, «сменяемая» со своего поста партнером, стремглав бросается прочь от мальков (рис. 27). Берендсы показали, что это не позволяет потомству уплывать вслед за освобождающимся от обязанностей родителем.

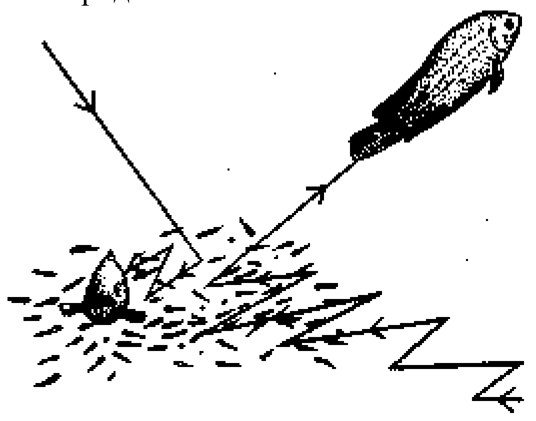


Рис. 27. *Hemichromis bimaculatus.* Освобожденный от своих обязанностей родитель быстро уплывает от потомства по прямой, что подавляет реакцию следования за ним у мальков.

Интересно наблюдать, как люди уже на разумном уровне разработали аналогичные церемонии. «Приветствие», каков бы ни был его психологический подтекст, часто выполняет функцию умиротворения, подавления агрессивности и других нежелательных реакций, открывая таким образом путь для дальнейшего сотрудничества.

Функция репродуктивной изоляции, вероятно, гораздо менее важна в сфере отношений между родителями и потомством, чем в случае спаривания. Естественно, она необходима, чтобы родительская забота не распространялась на отпрысков других видов, поскольку это могло бы нанести ущерб собственным наследникам. Поведение взрослых птиц обычно обусловлено местом, где находится их потомство. В случае видов, у которых оно передвигается вместе с родителями, например у куриных, функция репродуктивной изоляции, по-видимому, важнее; весьма вероятно, что ее выполнению способствует видоспецифичный узор на голове у цыплят этой группы птиц. Звуковые сигналы у многих видов, возможно, также помогают родителям сосредоточить внимание на потомстве собственного вида.

Потребность в защите беспомощного потомства связана с новой категорией социального поведения. У многих видов молодь «замаскирована». Однако маскировка помогает только тогда, когда сочетается с неподвижностью. Поиск пищи и ее выпрашивание, напротив, требуют движения. В результате у многих видов выработалось особое поведение, которым родители стимулируют потомство «затаиться». Так, крик тревоги черного дрозда *(Turdus merula)* подавляет у птенцов выпрашивающее поведение и заставляет их застыть в гнезде. Насколько сильна эта реакция, мне пришлось убедиться, когда я утомительно долго пытался различными стимулами снова запустить у них выпрашивание. Как только родители подавали сигнал тревоги в ответ на наше присутствие около гнезда, птенцы становились безразличными к самым соблазнительным кусочкам пищи. Эта реакция еще сильнее развита у птиц, птенцы которых бродят вокруг гнезда и обычно обладают покровительственной окраской. Самые юные серебристые чайки при крике тревоги просто затихают в гнезде. Подрастая, они учатся распознавать особые убежища в окружающих зарослях, по тревоге бежать в укрытие и затаиваться в нем. У других видов потомство полагается не столько на маскировку, сколько на защиту родителей. Молодь таких животных ищет убежище около взрослого животного, заслонившись им от хищника, т.е. как бы скрывшись в создаваемой им «мертвой зоне». Это можно наблюдать у многих уток, гусей, а также у некоторых сов. Аналогичная реакция (естественно, совершенно независимо) выработалась у цихловых.

Пример серебристой чайки – хорошая иллюстрация необходимости различать в крике

тревоги синхронизирующую и ориентирующую функции. Этот крик, издаваемый родителями, определяет время реакции, заставляя птенца искать убежище. Однако родитель не способен указать, ни где находится хищник, ни куда бежать прятаться. Это стало для меня ясно, когда я фотографировал из укрытия колонию серебристых чаек. Мое укрытие стояло на одном месте так много дней, что воспринималось и взрослыми и молодыми птицами как часть ландшафта. Родители использовали его крышу как наблюдательный пост, а птенцы прятались в нем при опасности. Однажды, сидя в убежище, я сделал неосторожное движение, замеченное одной из взрослых птиц, которая тут же стала тревожно кричать и устремилась от меня прочь. Потомство, взбудораженное ее криком, бросилось искать убежище. По привычке птенцы вбежали прямо в «логово льва» и затаились у моих ног.

Помимо отношений между родителями и потомством существуют и отношения между самцом и самкой, позволяющие им делить обязанности. Например, у чибиса *(Vanellus vanellus)* самка сидит на яйцах, в то время как самец охраняет гнездо. Его задача – атаковать хищника и предупреждать самку о его приближении. Услышав предупреждающий крик, самка отбегает от яиц, которые остаются защищенными только покровительственной окраской. Отбежав примерно на 50 м, она взлетает и часто присоединяется к самцу, нападающему на хищника. У других видов яйца насиживают самка и самец по очереди. Здесь опять же встает проблема временной согласованности. У многих видов яйца буквально ни на секунду не оставляются родителями. Что же мешает насиживающей птице бросить их до появления своего партнера? Все дело в «освобождающей» церемонии, которой она должна дождаться и без которой ей очень трудно покинуть свое место. Когда ненасиживающий партнер в паре серебристых чаек часами ищет пищу, у него растет потребность сесть на яйца и вернуться на свою территорию. Опустившись на землю, он собирает немного гнездового материала и идет к гнезду, часто издавая при этом «мяукающий» призыв, тот же самый, что и перед кормлением птенцов. Именно такое приближение вместе с характерным криком и поведением стимулирует сидящего на яйцах партнера подняться на ноги. Однако, если его потребность насиживать еще слишком сильна, он может и не отреагировать на самую настойчивую «освобождающую» церемонию и остаться в гнезде. При этом партнер иногда пытается вытолкнуть его силой и между ними возможна спокойная, но упорная борьба (вкладка 4, внизу). У некоторых видов случаются прямо противоположные ситуации. Когда пара куликов галстучников потревожена у своего гнезда, бывает, что, даже после того как хищник удалился, обе птицы не проявляют желания вернуться к насиживанию. В таких случаях можно видеть, как самец подгоняет самку к гнезду.

Еще более сложная ситуация возникает, когда два последовательных цикла размножения «перекрываются», т.е. когда новая кладка появляется раньше, чем предыдущий выводок стал самостоятельным. Это регулярно наблюдается у козодоя и часто у галстучника. У козодоя обязанности родителей четко разделяются: самец остается с птенцами, а самка сидит на новых яйцах. У галстучника оба родителя по очереди занимаются птенцами и сидят на яйцах (рис. 28), каждые несколько часов меняясь обязанностями. Временная координация здесь также обеспечивается особым типом поведения, сигнализирующим партнеру о необходимости смены.

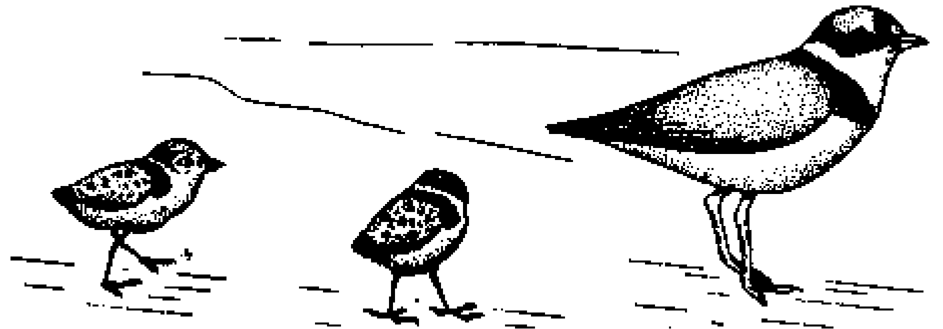
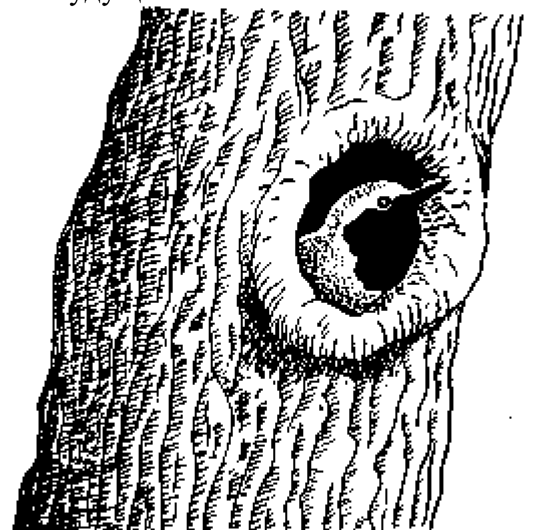


Рис. 28. Галстучник с птенцами.

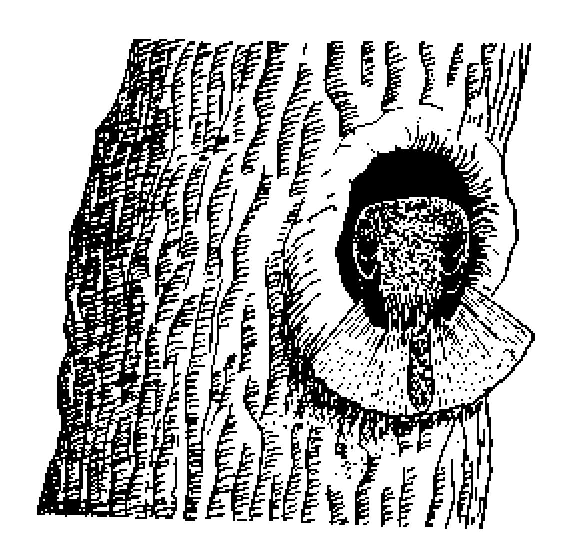
Крики тревоги, которыми родители предупреждают друг друга об опасности, одновременно действуют и на их потомство. Однако реакции партнеров на них различны. У некоторых видов самка затаивается на гнезде. Это характерно для птиц, гнездящихся на открытом пространстве, когда самка отличается покровительственной окраской, например у многих уток, козодоев, кроншнепов и фазанов. Другие виды ведут себя как серебристые чайки и, оставляя яйца и птенцов, нападают на хищника. Такая атака может предприниматься одной парой или представлять собой настоящее коллективное взаимодействие. Например, члены колонии галок часто нападают на противника все вместе. Каждая птица не только реагирует на крик тревоги других, но и присоединяется к прочим, атакуя хищника, даже если он не угрожает непосредственно ее потомству. В случае обыкновенной крачки я наблюдал индивидуальные нападения на приближающегося человека и общие – на горностая.

У многих птиц крайне важно, чтобы оба партнера знали местонахождение гнезда, и известно множество типов поведения, демонстрирующих, где оно расположено. Когда самец и самка выбирают место для откладки яиц вместе, они с помощью особых церемоний приступают к его освоению. Так, серебристые чайки по очереди садятся на выбранное место и выкапывают лапами гнездовую ямку. У многих дупловых птиц самец, первым прибыв на подходящую территорию, выбирает дупло и привлекает к нему внимание самки с помощью особых демонстраций. Например, у горихвостки он указывает, где в него вход (рис. 29), используя для этого ярко окрашенную голову и красный хвост. Самец пустельги планирует к гнезду особым церемониальным способом на глазах у самки.

Необычный случай представляет собой круглоносый плавунчик *(Phalaropus lobatus).* Здесь более броско окрашена самка, а у самца тусклое покровительственное оперение. Самка выбирает территорию, охраняет ее и привлекает пением самца, а тот в одиночку высиживает и выращивает птенцов. Поскольку самка все же настолько женственна, что несется, ей приходится указывать местонахождение гнезда партнеру. Для этого она возобновляет пение непосредственно перед откладкой яйца. Привлекающее действие ее голоса не слабее, чем при первой встрече партнеров, и самец тут же устремляется на звук. Самка направляется к гнезду и откладывает яйцо в его присутствии. Это и есть церемония, приводящая самца к месту, где находятся объекты его будущей заботы.



А



Б

Рис. 29. Два способа, которыми самец горихвостки указывает самке гнездовое дупло: *А* – демонстрирует ярко окрашенную голову; *Б* – демонстрирует красный хвост.

Групповое поведение

Многие животные объединяются в более крупные, чем семьи, группы. Иногда они состоят из нескольких семей, как в случае гусиных и лебединых стай, или же образованы особями, уже не связанными семейными узами. Выгоды для индивидов от группового существования различны. Среди них наиболее очевидна защита от хищников. Высшие животные предупреждают друг друга об опасности, в результате чего группа в целом бдительна не менее самой наблюдательной из составляющих ее особей. Более того, многие животные объединяются для совместного нападения. Эти функции наблюдаются в основном среди теплокровных, но и на более низких уровнях эволюции можно обнаружить множество других выгод групповых действий. Алли и его сотрудники экспериментально продемонстрировали много случаев таких социальных преимуществ. Например, серебряный карась в группе ест больше, чем в изоляции, и быстрее растет, причем не только из-за увеличения количества съедаемой пищи, но и под действием каких-то других факторов. Рост ускоряется и тогда, когда каждая изолированная рыба потребляет столько же корма, сколько и живущая в группе. Морской плоский червь *Procerodes* в группе лучше переносит колебания солености, чем в изоляции. Успехи тараканов в тестах на ориентирование лучше, если их содержать по две-три особи вместе, а не поодиночке. Преимущества скоплений для дафнии, как показал Уэлти, заключается в снижении их уязвимости для хищников; когда карась сталкивается с очень плотной массой этих рачков, у него как бы «разбегаются глаза», и он некоторое время выбирает, с какой жертвы начать. В результате общее количество добычи оказывается меньше, чем было бы при питании группой умеренной численности. Скопление гусениц бабочки *Vanessa io* защищает их от певчих птиц типа горихвосток; регулярно наблюдалось, что они не нападают на группу гусениц, зато склевывают любую из тех, кто от нее отбивается.

Таким образом, очевидно, что групповое существование дает особям, а следовательно, и видам преимущества. Здесь опять же уместно спросить: как поведение способствует достижению этого благоприятного результата?

Прежде всего особи должны собраться и остаться вместе. Это может быть обеспечено сигналами, воздействующими на различные сенсорные органы. У птиц такие сигналы обычно зрительные, слуховые или и те и другие одновременно. Показано, что зеркальца на крыльях уток и гусей, выделяющиеся яркой окраской и неодинаковые у равных видов, служат именно для этой цели. Хайнрот обнаружил в Берлинском зоопарке, где вместе содержатся утиные (Anatidae) из разных частей света, что утки и гуси, которые часто

реагируют на летящую птицу, взлетая и присоединяясь к ней, наиболее охотно делают это, когда ее зеркальце напоминает их собственное независимо от таксономической близости. Яркий и своеобразный узор на хвосте многих птиц, особенно куликов, безусловно, служит для той же цели. Призывные звуки, издаваемые певчими пернатыми, например синицами и вьюрками, способствуют сохранению группы; каждая особь привлекается песней, свойственной только собственному виду, что легко заметить, наблюдая за поведением отбившейся от стаи птицы.

Многие рыбы реагируют друг на друга прежде всего зрительно, но в некоторых случаях важна и хеморецепция. Например, гольяны различают «запах» своего вида. Они даже могут научиться распознавать по нему отдельных особей, но имеет ли это значение в природных условиях, неизвестно.

Социальное поведение высших животных выходит за рамки простой агрегации. У некоторых видов известно более сложное сотрудничество. Как уже говорилось в гл. 1, колюшки реагируют на вид своего питающегося сородича стремлением найти пищу и для себя. Этот эффект известен под названием «симпатической индукции», или «социального облегчения»; он наблюдался у многих видов и связан не только с питанием, но и с другими инстинктами. Когда одна птица в стае проявляет признаки тревоги, прочие также настораживаются. Сон – еще один «заразный» тип поведения. Таким способом синхронизируются даже прогулки и полет; когда несколько членов стаи демонстрируют стремление отойти прочь, прочие могут к ним присоединиться. Внезапный взлет немедленно поднимает в воздух всю стаю. Преимущества всех этих типов социального облегчения очевидны: оно синхронизирует деятельность особей, препятствуя их рассеиванию в ходе выполнения различных функций.

Большинство таких взаимоотношений основано на высокоразвитой тенденции каждого индивида реагировать на движения других. Социальные животные чувствительны к мельчайшим знакам, к самому незначительному «шевелению». Слабо выраженные движения типа нерешительных попыток шагнуть или подпрыгнуть называются движениями намерения, или интенционными. Многие социальные сигналы, иногда высокоспециализированные, явно относятся к их производным. Взлетая, галка внимательно смотрит на других членов группы. Если они остаются на месте, она либо возвращается назад и откладывает свое намерение до лучших времен, либо побуждает остальных присоединиться. Для этого она подлетает к сидящим на земле особям и низко планирует над ними, быстро тряся на лету хвостом.

Другой тип социального сотрудничества – совместное нападение. Оно опять же лучше всего известно для птиц. Многие из них, например галки, крачки и различные певчие виды, «осаждают» хищника. Они, например, могут собираться вокруг сидящего в кустах ястреба-перепелятника, или домового сыча, или же над крадущейся кошкой. Такое поведение часто можно наблюдать у домовых воробьев. В других случаях они летят плотной стаей над ястребом, стараясь держаться повыше, и время от времени на него пикируют (рис. 30).

Бывает, что такое поведение запускается у всех особей одновременно, поскольку каждая из них сразу же видит хищника. Если же он замечен только одним членом стаи, тот поднимает тревогу и предупреждает об опасности прочих. Крик тревоги – яркий пример действия, служащего интересам всей группы, но угрожающей отдельному индивиду.



Рис. 30. Трясогузки отгоняют ястреба-перепелятника.

У совместных нападений различные функции. Если хищник не слишком голоден, можно часто видеть, как он спешит восвояси, едва начинается такая атака. Если же ястреб голоден по-настоящему, т.е. когда он интенсивно охотится, осаждающая стая птиц его особенно не беспокоит. Тем не менее его внимание, направленное на поиск другой добычи, частично рассеивается. Даже сбивание в стаю без всякого осаждения врага, как у скворцов или куликов, преследуемых соколом-сапсаном, представляет ценность с точки зрения выживания; пикирующий на добычу сапсан старается выбрать особь, отбившуюся от прочих, поскольку из-за своей огромной скорости, пролетая сквозь густое скопление птиц, он вполне может пострадать сам.

Сигнал тревоги не обязательно должен быть зрительным или звуковым. Известно, что у многих социальных рыб его природа химическая. Когда щука или окунь выхватывают из косяка одного гольяна, другие рассеиваются и к этому месту уже не возвращаются. Долгое время они остаются начеку и бросаются в укрытие при малейших признаках появления хищника. Это обусловлено их ольфакторной реакцией на вещество, высвободившееся из кожи убитого сородича. Ее можно наблюдать и у гольяна в аквариуме, подмешав ему в корм экстракт из такой свеженарезанной кожи. Вещество это видоспецифично, как и реакция на него, причем рыбы реагируют только на «вещество страха» собственного вида.

Глава 4. Драка

Когда животное загнано хищником в угол, оно часто вступает с ним в драку. Однако этот тип борьбы – защита от хищника – нас интересовать не будет, поскольку обычно в ней участвуют особи разных видов. Она и не так распространена, как внутривидовые схватки. Большинство их происходит в сезон размножения, поэтому они называются брачными сражениями. Однако стычками сопровождается и установление иерархических отношений в группе, не связанное с определенным сезоном.

Брачные сражения

Разные виды дерутся по-разному. Прежде всего неодинаково используемое оружие. Собаки, чайки и различные рыбы друг друга кусают. Исключительно для этой цели у самца лосося в сезон размножения развиваются впечатляющие челюсти. Лошади и многие другие копытные стараются лягнуть друг друга передними конечностями. Олени меряются силой, сцепившись рогами. Во многих парках всю весну можно наблюдать, как дерутся лысухи. Они полуопрокидываются на спину и бьют друг друга своими длиннопалыми ногами. Драки

многих рыб заключаются в направлении на противника сильного потока воды мощными боковыми ударами хвоста. Хотя они фактически друг до друга не дотрагиваются, движение воды существенно воздействует на их высокочувствительные органы боковой линии (рис. 32). У самцов горчака весной на голове развиваются роговые выросты, и они стараются боднуть друг друга.

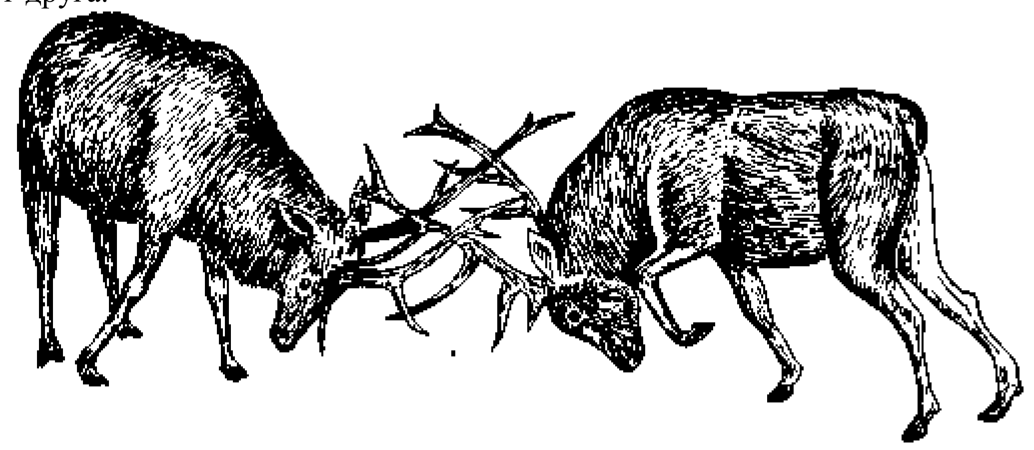


Рис. 31. Драка оленей.

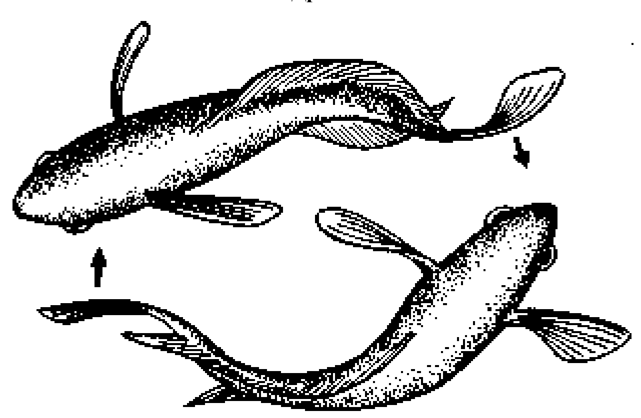


Рис. 32. Драка хвостами у рыб.

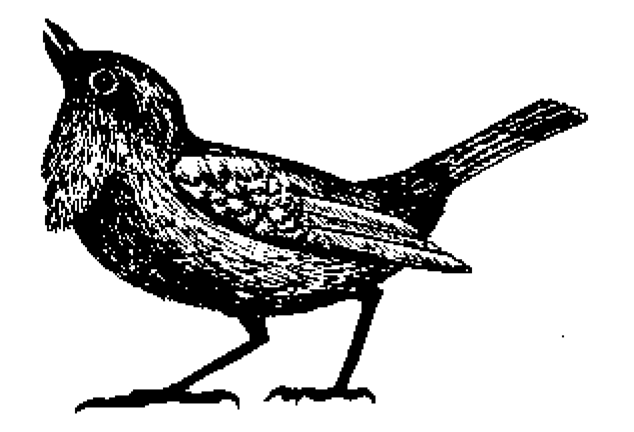


Рис. 33. Угрожающая демонстрация у зарянки.

Вторая важная деталь: хотя на протяжении всей весны происходит огромное число драк, относительно редко удается заметить двух животных, вступивших в настоящий «смертельный бой» и калечащих друг друга. Большинство сражений представляют собой своего рода «блеф», простую угрозу. Причем ее действие во многом такое же, что и у настоящей схватки: попытки сближения соперников взаимно пресекаются. Некоторые примеры угрожающих демонстраций приведены в гл. 1; их разнообразие практически бесконечно. Большие синицы, стоя друг напротив друга, вытягивают вверх шеи и медленно

раскачиваются из стороны в сторону, демонстрируя таким образом бело-черный узор на голове. Зарянка демонстрирует сопернику красную грудь, медленно поворачиваясь перед ним вправо и влево (рис. 33). Некоторые цихловые в качестве угрозы демонстрируют оттопыренные жаберные крышки. У *Cychlasoma meeki* и *Hemichromis bimaculatus* они украшены хорошо заметными черными пятнами, окаймленными золотым кольцом, и угрожающая демонстрация выглядит у них очень красиво (рис. 34).

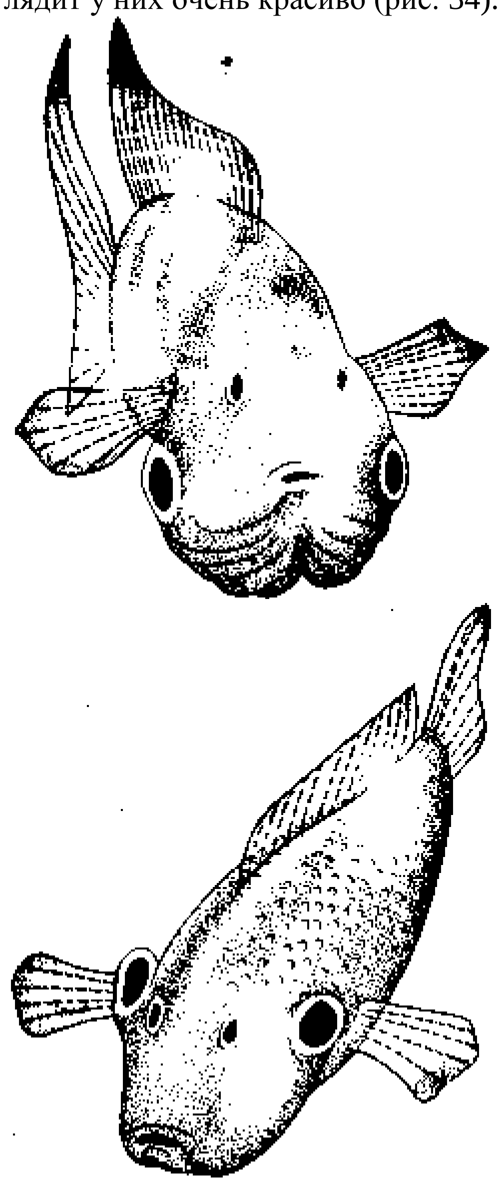


Рис. 34. Фронтальная угрожающая демонстрация у *Cychlasoma meeki (слева)* и *Hemichromis bimaculatus.*

Не у всякой угрозы зрительная природа. Многие млекопитающие оставляют «пахучие сигналы» в тех местах, где они встречают или ожидают встретить соперника. Собаки с этой целью мочатся, гиены, куницы, серны, антилопы и многие другие виды используют специальные железы, секретами которых метят почву, кустарники, пни, камни и т. д. (рис. 35). Бурый медведь чешется спиной о дерево, одновременно мочась.



Рис. 35. Самец *Antelope cervicapra* метит дерево секретом пахучей железы, расположенной перед глазом.

Звуки также могут выполнять угрожающую функцию. Все крики, упоминавшиеся в гл. 2 в качестве социально значимых «песен», не только привлекают самок, но и служат для отпугивания самцов-соперников.

Функции брачных сражений

Брачными сражениями всегда занимается определенная категория особей. В большинстве случаев дерутся самцы, нападающие исключительно или главным образом на других самцов своего вида. Иногда дерутся и самец, и самка, причем, когда это происходит, самец нападает на другого самца, а самка – на другую самку. У кулика плавунчика *(Phalaropes)* и некоторых других видов птиц дерутся самки, причем опять же главным образом с другими самками. Все это показывает, что цель нападения – половой соперник.

Далее, драка, как и угроза, как правило, не дает двум соперникам или конкурентам обосноваться на одном и том же месте; взаимная враждебность заставляет их расходиться подальше, обеспечивая себе таким образом определенное резервное пространство. Анализ того, что за смысл в этой «нейтральной полосе», поможет нам понять значение брачных сражений.

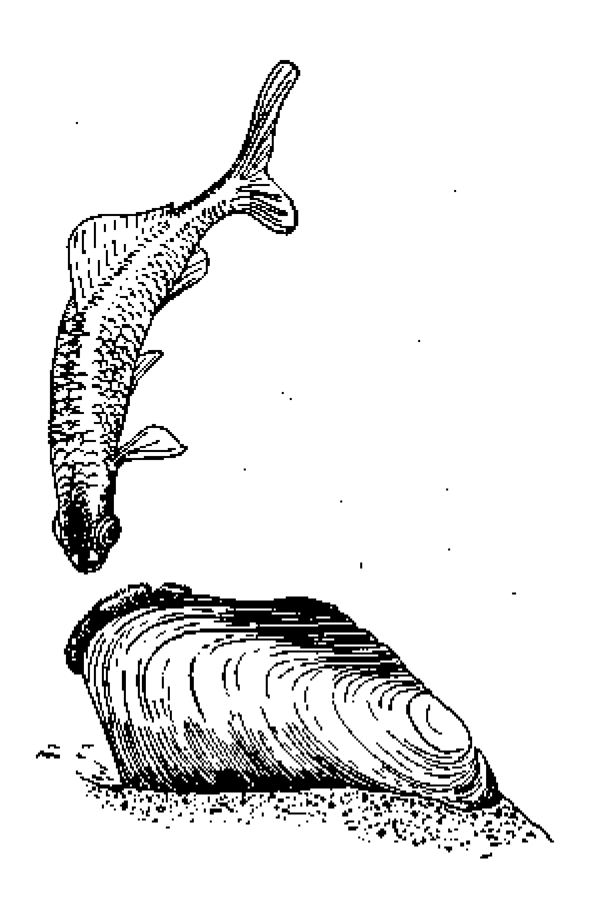


Рис. 36. Самец горчака с раковиной двустворчатого моллюска.

Драка каждой особи обычно происходит на некой ограниченной площади. Это может быть, например, пространство вокруг самки (или самок), как у оленя и многих других животных. Самец горчака охраняет от других самцов участок вокруг раковины пресноводной жемчужницы (рис. 36). К этому моллюску он привлекает самку и стимулирует ее откладывать икринки в его мантийную полость, где они будут развиваться, ведя паразитическое существование. Жук-могильщик рода Necrophorus отгоняет соперников от падали. Следует отметить, что во всех этих случаях охрана относится не только к некому центральному объекту, но и к определенной площади вокруг него, т.е. соперники удерживаются на значительном расстоянии. У некоторых видов такой объект легко заметить: голубь преследует голубку и дерется только вблизи нее. Если передвинуть раковину жемчужницы, горчак переместит следом охраняемую территорию. Однако у большинства видов такая территория неизменна; самец поселяется на выбранном участке и защищает его. Территориальные стычки и угрозы можно наблюдать в любом саду: зарянки, зяблики (рис. 37) и крапивники – заядлые драчуны. Понять значение индивидуальной территории удается, если драки приурочены к какой-то ее точке. Так, у многих дупловых птиц стычки особенно яростны, когда нарушитель границы оказывается вблизи дупла. Однако у многих видов драки затеваются где угодно, и тогда их значение понять труднее. Предполагают, что гнездовой участок многих певчих птиц служит как бы складом корма для потомства. Его размер должен позволять родителям собирать основное количество пищи вблизи от гнезда, т.е. сокращает расстояние, пролетаемое в ее поисках. Поскольку только что вылупившихся птенцов надо постоянно обогревать и кормить, такая территория способствует уменьшению интервалов между их посещениями. Продолжительность отлучки в неблагоприятные для птиц дни может оказаться решающей для выживания потомства. Впрочем, мнения по поводу правильности такого толкования расходятся.

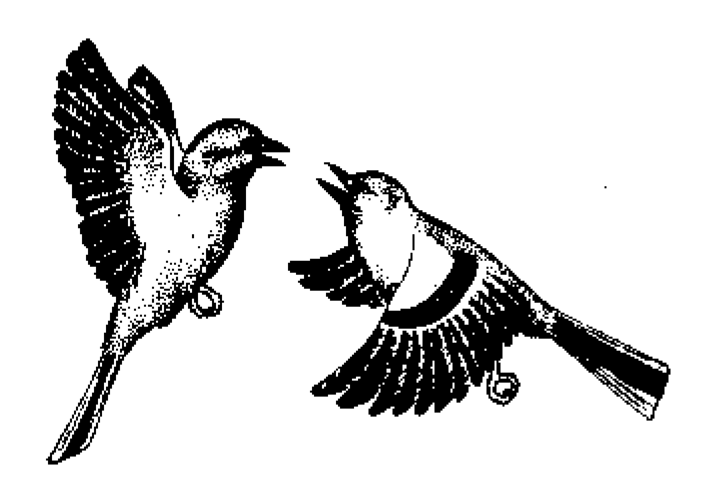


Рис. 37. Дерущиеся самцы зяблика.

У птиц, гнездящихся на земле, например чаек, крачек, чибисов и т. д., свободное пространство вокруг гнезда, по-видимому, способствует защите выводка от хищника. Ряд данных говорит о том, что слишком высокая концентрация в пространстве добычи типа яиц или птенцов заставляет хищника на ней специализироваться; это – главная причина, как правило, одиночного образа жизни и обширных гнездовых участков животных с покровительственной окраской. В случае птиц типа чаек, у которых такая окраска свойственна птенцам, территориальные драки удерживают индивидуальные выводки на достаточно большом расстоянии друг от друга. Здесь столкновение двух интересов опять же решается компромиссом: социальное гнездование дает определенные преимущества (см. гл. 3), значительные пространства между гнездами – тоже. Различные виды чаек и крачек получают в результате некоторую, хотя и не полную выгоду, следуя обеим тенденциям.

Итак, понятно, что брачные сражения выполняют определенную функцию. Они ведут к пространственному разрежению популяций, обеспечивая каждой особи обладание определенным объектом или территорией, которые необходимы для воспроизведения вида. В результате предупреждается совместное пользование такими объектами, которое во многих случаях было бы губительным или по крайней мере менее эффективным. Слишком много икринок горчака в жемчужнице сократит рацион каждой из них. Спаривание многих самцов с одной самкой означало бы вместо создания размножающихся пар растрату сперматозоидов. Присутствие двух семей скворцов в одном дупле может привести к гибели обоих выводков. Пространственное разделение особей позволяет им полнее использовать имеющиеся возможности для выживания.

Причины драк

Встает второй вопрос: что обеспечивает выполнение в ходе драк названных выше функций? Другими словами, что заставляет животных вступать в бой только тогда, когда это необходимо, и только там, где надо? Как они выбирают потенциального соперника среди множества встречающихся особей? Поскольку драка для индивида опасна (она повышает его уязвимость для нападения хищника) и может поставить под угрозу успех воспроизведения (постоянные сражения оставили бы мало времени на все остальное), ограничение агрессивности только ситуациями, в которых она выполняет полезные функции, приобретает жизненно важное значение. Эти проблемы близки к обсуждавшимся в главе о спаривании. Чтобы ограничить драки именно охраной территории, раковины, самки и т. п., животное должно специфически реагировать на определенные ситуации. Кроме того, атаки должны быть синхронизированы во времени с теми моментами, когда наличествует индивид, которого надо изгнать. Наконец, усилия не должны тратиться на другие виды, за исключением тех случаев, когда они также попадают в категорию соперников. Как будет показано, многие внешние стимулы, ответственные за различные аспекты такой

координации, исходят от других особей. Более того, поскольку большинство этих стимулов выполняет сразу несколько функций, я не буду останавливаться на каждой из них отдельно, как в главе о брачном поведении.

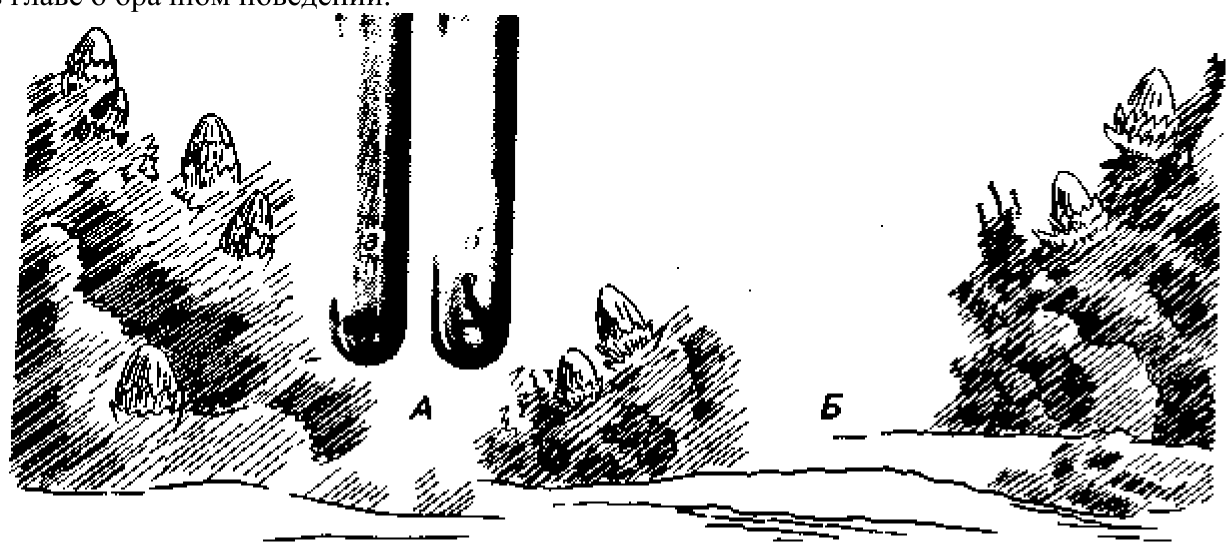


Рис. 38. ***А.*** **Опыт, демонстрирующий зависимость атаки от территории. Самец *б,* хозяин территории *Б,* переносится в пробирке на территорию *А,* принадлежащую самцу *а;* последний пытается атаковать, самец *б* – бежать.**

Как уже говорилось, ограниченность определенным участком – одна из самых характерных особенностей драк. Когда самец колюшки встречает весной другого самца, между ними обязательно возникает противостояние. Зависит ли его исход от места встречи? Когда самец находится на своей территории, он нападает на всех заплывающих на нее соперников. Оказываясь за ее пределами, он обращается в бегство от того же самого самца, которого атаковал «дома». Это можно изящно продемонстрировать в аквариуме, если он достаточно велик, чтобы заключать две индивидуальные территории. Самец *а* нападает на самца *б,* когда тот заплывает на территорию *А,* и наоборот. Обычно ни один из самцов не попадает добровольно на чужую территорию, но можно спровоцировать конфликтную ситуацию, отловив их и посадив порознь в стеклянные пробирки. Когда обе пробирки опущены в воду на территории *А,* самец *а* попытается атаковать самца б, несмотря на то, что они разделены двойной стеклянной стенкой. При этом самец *б* явно постарается убежать. Когда обе пробирки перенесены на территорию *Б,* ситуация становится прямо противоположной (рис. 38).

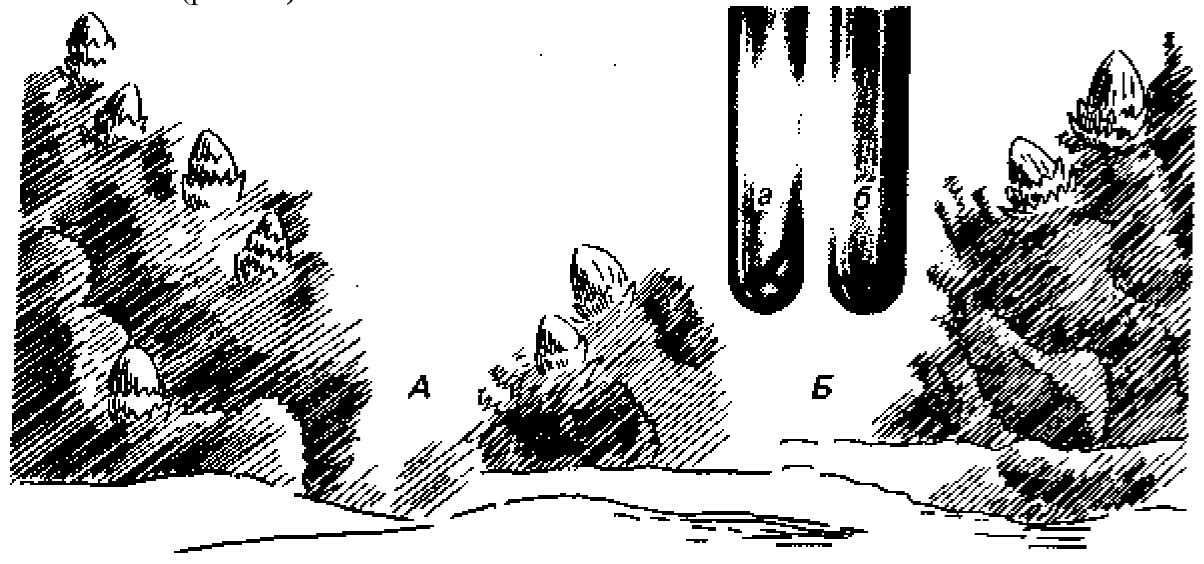


Рис. 38. ***Б.*** **Те же самцы на территории *Б:* самец *б* атакует, самец *а* спасается.**

Как своя территория стимулирует самца драться, редко изучалось в деталях. Естественно, это можно сделать, только переместив территорию или ее часть и пронаблюдав, приспосабливает ли самец свою агрессивность к изменившейся ситуации. Конечно, в случае птиц такая процедура сложна из-за крупных размеров гнездовых участков, но мелкие аквариумные рыбы предоставляют в этом смысле уникальные возможности исследователю. Впрочем, сообщалось о нескольких случаях расширения птицами своей территории за пределы, изначально установленные самцом, после того, как самка начинала строить гнездо.

Для меня несомненно, что территории выбираются главным образом на основе особенностей, вызывающих врожденную реакцию животных. Это заставляет всех особей одного и того же вида или по крайней мере одной и той же популяции занимать одинаковый общий тип местообитания. Однако индивидуальная связь самца со своей собственной территорией – частным проявлением потребностей его вида – результат научения. Самец колюшки рождается с общим стремлением выбирать мелководные местообитания с обильной растительностью, но генетически заложенной тенденции реагировать на определенное расположение растений и камешков на дне у него нет. Он сдвигает свою территорию, если переместить характерные для нее «вешки», поскольку на них у него выработался условный рефлекс. Это ясно хотя бы из того, что, размножаясь два или три раза подряд, он часто всякий раз сменяет территорию. В каждом случае рыба ориентируется по новым вешкам.

Животные, реагирующие на особые объекты типа дупла или, как горчак, на раковину жемчужницы, вероятно, делают это врожденно, т.е. для них существует всего несколько «знаковых стимулов», связанных с этими объектами. Например, горчак ориентируется не столько на внешний вид моллюска, сколько на выходящий из его раковины поток воды. Рыба воспринимает как ее движение, так и химический состав (рис. 39).

Поступающие от собственного участка стимулы, на которые животное реагирует либо врожденно, либо в сочетании с приобретенными условными рефлексами, заставляют его ограничить площадь драк именно данной территорией.

Грубый временной контроль агрессивности также связан с внешними факторами. Как и при спаривании, первый, очень общий настрой на драку обеспечивается половыми гормонами. Воинственность отражает рост гонад, который в свою очередь через гипофиз зависит от таких ритмических факторов, как, например, долгота дня в случае многих животных северной умеренной зоны. Однако более тонкая временная настройка опять же связана с реакцией на внешние сигналы. Исходя от соперника, они вызывают нападение, когда он приближается на некоторое критическое расстояние к территории или какому-либо охраняемому объекту. У этих сигналов всегда любопытная двойственная функция. Если их демонстрирует чужак, они вызывают нападение на него, а если атакующий на собственной территории – пугают пришельца. В экспериментах с макетами можно вызвать оба типа ответа в зависимости от места предъявления раздражителя – на территории особи или за ее пределами. В обоих случаях они служат увеличению расстояния между индивидами, а, поскольку запускаются специфическими демонстрациями, а не угрозой со стороны других видов, враждебность обычно вызывают только сородичи.

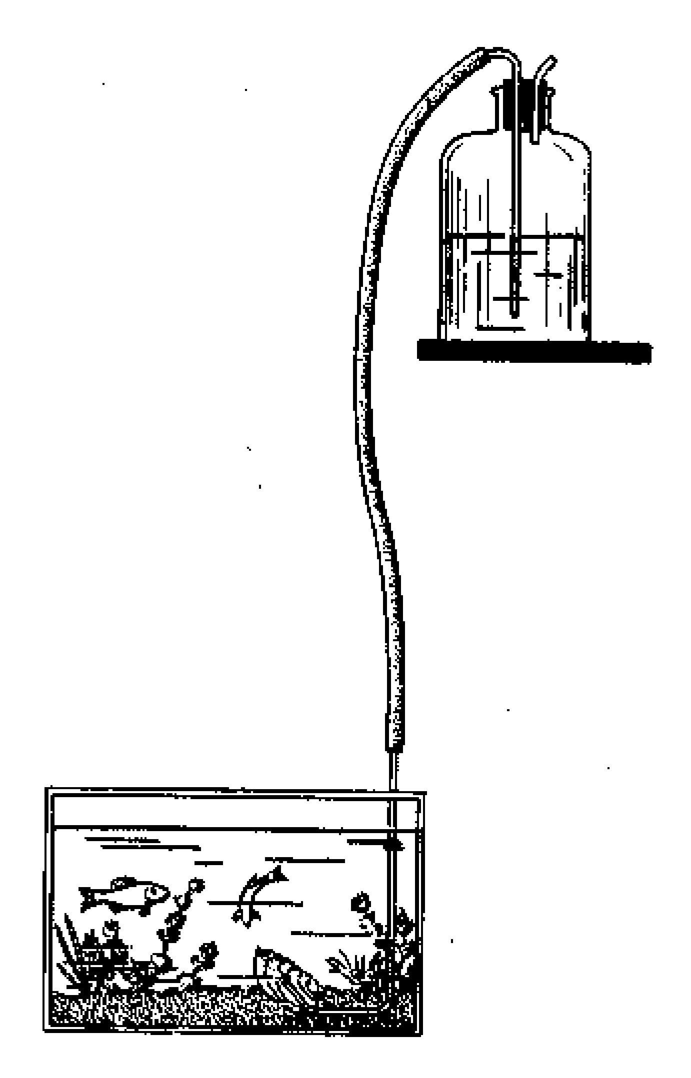


Рис. 39. Горчак реагирует интенсивнее всего на пустую раковину моллюска, если через нее пропускается вода, в которой содержались живые моллюски.

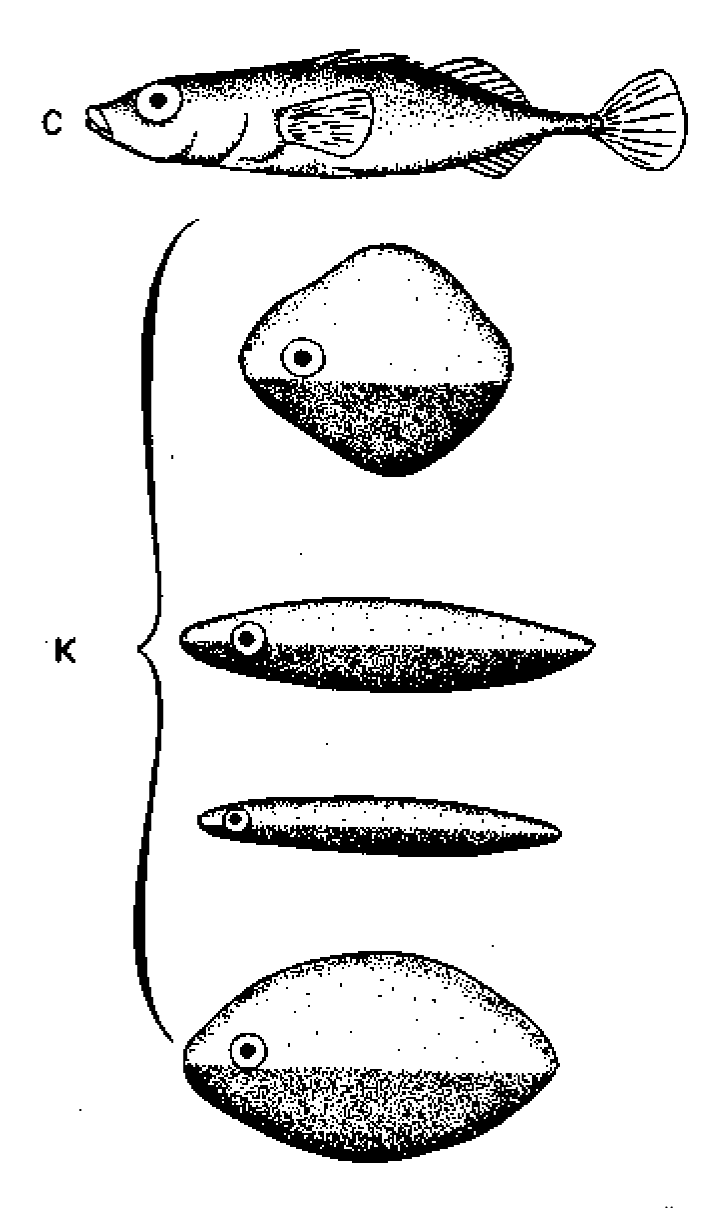


Рис. 40. Модели, использованные в экспериментах по стимулированию драки у самца трехиглой колюшки. Точно имитирующая форму рыбы модель серебристого цвета (С) атакуется редко, тогда как грубые подобия с красной нижней половиной (К) подвергаются энергичным нападениям.

Эти стимулы анализировались у многих видов в экспериментах с макетами. Самец трехиглой колюшки хотя и проявляет некоторую враждебность к любым проплывающим мимо рыбам, особенно нетерпим к самцам своего собственного вида. Модели вызывают у него такую же реакцию, только если у них красное «брюхо». Ярко-синие глаза и голубоватая спина почти не усиливают эффекта, а форма и размер могут варьировать в очень широких пределах. Сигарообразный макет с одним только глазом, но красной нижней половиной вызывает гораздо более интенсивную атаку, чем точно воспроизводящая форму модель или даже только что убитая колюшка без красной окраски (рис. 40). Размер значит так мало, что все наблюдавшиеся мной самцы «атаковали» даже красные почтовые фургоны, проезжавшие примерно в ста метрах от них, т.е. поднимали свои спинные шипы и неудержимо стремились догнать автомобиль, в конечном итоге, естественно, натыкаясь на стеклянную стенку. Когда фургон двигался мимо лаборатории, вдоль огромного окна которой стояли в ряд двадцать аквариумов, все самцы бросались к «оконной» стороне своего жилища и провожали фургон от одного ее угла до другого. Модели размером втрое больше колюшки вызывали сходную атаку, пока не придвигались слишком близко, но не подвергались нападению на самой территории особи. Создается впечатление, что важен угол, под которым виден объект; это объясняет, почему рыбы бросаются на удаленную красную машину.

Помимо цвета атаку может вызвать поведение. Самец колюшки, замечая издали соседа, часто принимает угрожающую позу – любопытное вертикальное положение головой вниз (рис. 41).

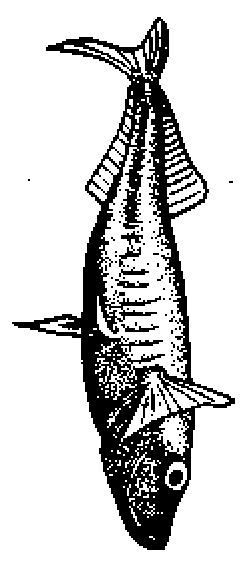


Рис. 41. Угрожающая поза самца трехиглой колюшки

Боком или даже брюхом он поворачивается к противнику и оттопыривает один или два брюшных шипа. Эта поза приводит других самцов в бешенство, и в эксперименте можно усилить нападения на макет, предъявив его именно в таком положении.

Сходные наблюдения проведены на зарянке. Когда самец «застолбил» территорию, появление на ней сородича вызывает нападение на него или угрозу. Лак показал, что основным пусковым фактором служит здесь красная грудь птицы. Когда он помещал на занятую территорию чучело зарянки, даже мелкого пучка красных перьев было достаточно, чтобы вызвать угрожающую позу хозяина (рис. 42). Если в случае колюшки очень грубая красная модель действовала эффективнее, чем совершенная по форме, но серебристая по цвету, для зарянки эти несколько перьев значат больше, чем чучело неполовозрелого сородича, совпадающее по облику со взрослой птицей, но с бурой, а не с красной грудью. Сходство функций красного брюха самца колюшки и красной груди зарянки поразительно. Мы еще увидим, что аналогичные сигнальные системы конвергентно развились и у животных других групп.

Однако в случае зарянки сигналы не только зрительные. Птицы слышат друг друга на гораздо большем расстоянии, чем видят. В частности, песня зарянки возбуждает владельца территории и бросает его на поиски певца. Таким образом, сражение развивается в два этапа: сначала самец летит в направлении, откуда доносится пение соперника, затем оглядывается и, получив дополнительный стимул от его красной груди, принимает угрожающую позу или нападает.

У многих других видов песня выполняет ту же функцию. Это «символ мужественности», провоцирующий владельца территории на драку. Как уже говорилось выше, идентичная символика, демонстрируемая самцом на своей собственной территории, изгоняет прочь незваного гостя. Это легко наблюдать в поле без всяких экспериментов. Часто бывает так, что поющего самца, укрывшегося в ветвях дерева или кустарника, не заметно, но реакция прочих птиц на его пение очень сильная и характерная. Особи, пролетающие сквозь чужие владения, как бы олицетворяют нечистую совесть, в то время как владельцы собственных территорий – справедливое негодование.

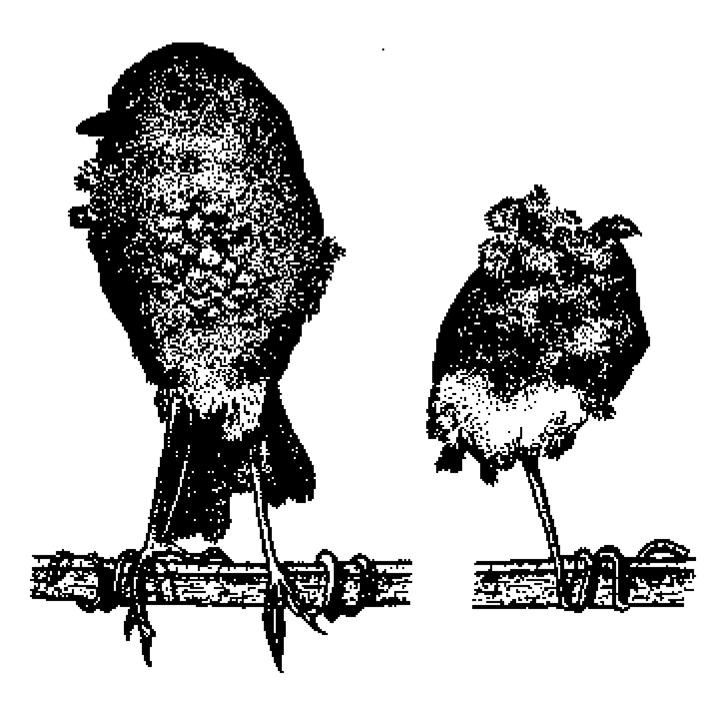


Рис. 42. Эксперимент на выявление стимулов, провоцирующих драку у зарянки. Чучело неполовозрелой зарянки с бурыми перьями на груди *(слева)* атакуется редко, а пучок красных перьев *(справа)* вызывает угрожающую демонстрацию.

У серебристой чайки оперение обоих полов одинаковое, но агрессивны главным образом самцы и в отношении других самцов своего вида. Они не поют и не издают других звуков, как-то по-особому влияющих на соперников. Ярко окрашенных частей, провоцирующих нападение, у них тоже нет. Привлекают внимание других самцов и вызывают их враждебность в основном угрожающие позы и гнездостроительные движения.

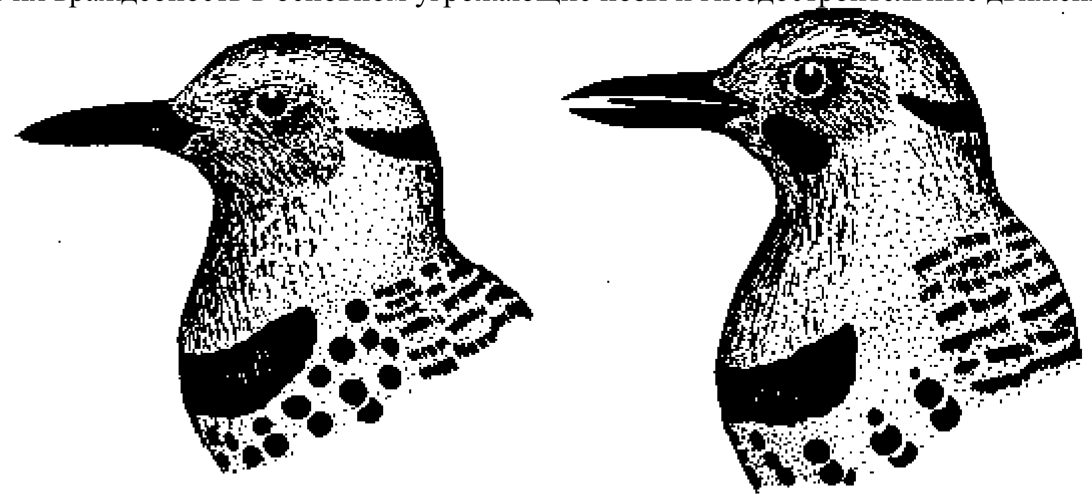


Рис. 43. Самка *(слева)* и самец золотого дятла.

Другие виды напоминают колюшку тем, что провоцирующим сигналом служит для них броская окраска соперника. Это можно, например, наблюдать у золотого дятла *(Colaptes auratus),* самцы которого отличаются черными пятнами у углов рта (так называемыми усами), отсутствующими у самок (рис. 43). Если отловленной самке подрисовать такие усы, она будет атакована собственным партнером. Если их смыть, мир в паре восстановится.

Самец волнистого попугайчика *(Melopsittacus undulatus)* отличается от самки цветом восковицы на клюве: у него она голубая, у той – бурая, (рис. 44). Самки с перекрашенной в голубой цвет восковицей атакуются самцами.

Наиболее любопытная параллель обнаружена в такой непохожей на рассмотренные выше группе, как головоногие моллюски. Самцам обыкновенной каракатицы *(Sepia*

officinalis) в период спаривания свойственна удивительная зрительная демонстрация. Встречая другую каракатицу, они показывают ей широкую сторону своих рук, на которых за счет координированного действия хроматофоров возникает яркий узор из темно-пурпурных и белых полос (рис. 45). Реакцией на это будет драка самцов; эксперименты с гипсовыми моделями показали, что демонстрация действует зрительно; для нападения важны и цвет, и форма узора.

Ящерицы в этом смысле очень близки к каракатицам. Особые движения самца служат для демонстрации его специфической окраски. У американской заборной игуаны *(Sceloporus undulatus)* окраска спины покров покровительственная, однако брюхо самцов голубое. Этот цвет незаметен, пока рептилия его не демонстрирует, встречаясь весной с соперником. Самец поворачивается к нему боком и сжимает тело с боков, так что голубое брюхо становится хорошо заметным (рис. 46). Изменяя окраску заборных игуан и самок с помощью лаков, Нобл показал, что агрессивность у охраняющих территорию самцов провоцирует именно голубой цвет.



Рис. 44. Голова волнистого попугайчика

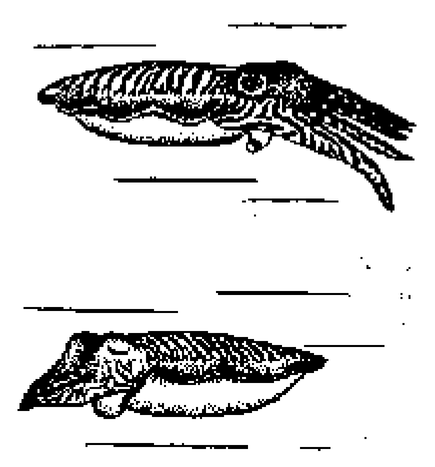


Рис. 45. Самец каракатицы в покое *(внизу)* и во время угрожающей демонстрации

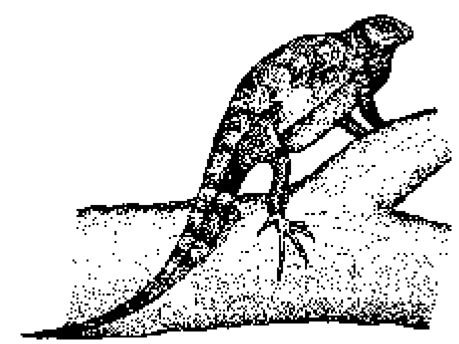


Рис. 46. Угрожающая демонстрация самца заборной игуаны

До сих пор рассматривались примеры стимулов, определяющих главным образом время драк. Как правило, они одновременно указывают цель нападения. Однако, как и в случае брачного поведения, следует различать синхронизирующую и ориентирующую функции, поскольку некоторые стимулы связаны только с одной из них. Например, самки уток особыми движениями и криками побуждают своих партнеров нападать на других самцов. При этом крики просто стимулируют агрессивность, тогда как движениями головы самка указывает на объект атаки. Это легко наблюдать в случае ручных и полуприрученных крякв, обитающих в парках: самка плывет от «пристающего» самца к собственному партнеру, неоднократно оборачиваясь через плечо в сторону чужака.

Приведенные выше примеры касаются и третьей проблемы – репродуктивной изоляции, т.е. ограничения драк представителями одного и того же вида. Опять же, как и в случае сигналов, управляющих брачным поведением, стимулы, провоцирующие драку, видоспецифичны и весьма своеобразны даже у близкородственных видов, если они живут в одном и том же местообитании. Однако создается впечатление, что межвидовые драки не были так строго исключены в процессе эволюции, как межвидовое скрещивание. Редкие стычки наблюдаются между особями разных, но внешне сходных видов. «Ошибочное» нападение объясняется присутствием у чужого вида каких-либо знаковых стимулов, обычно вызывающих атаку. Однако в некоторых случаях драка явно затевается с другим видом из-за конкуренции за один и тот же «необходимый объект». Так, известно, что скворцы и древесные овсянки отгоняют другие виды птиц от своих гнездовых дупел.

«Порядок клевания»

Живущие группами животные часто дерутся не только за самку или территорию. Они могут вступать в столкновения из-за корма, удобного места и по другим причинам. В таких случаях число стычек часто снижается в результате научения. Каждый индивид на собственном приятном или горьком опыте узнает, которого из сородичей следует избегать, поскольку тот сильнее, а кто достаточно слаб, чтобы его можно было испугать. В результате возникает «порядок клевания», при котором каждый член группы знает свое место. Один индивид становится тираном, подавляющим всех прочих. Кто-то подчиняется только ему. «Третий номер» подавляет всех, кроме двух вышестоящих, и т. д. Такой иерархический порядок известен у различных птиц, млекопитающих и рыб. Его легко наблюдать в курятнике.

Иерархия – одно из средств сокращения количества настоящих драк. Особи, не научившиеся быстро избегать старших по рангу, оказываются в неблагоприятном положении как из-за того, что их больше бьют, так и из-за повышенной уязвимости для хищников во время стычек.

Поведение, ведущее к установлению иерархического порядка, имеет несколько интересных аспектов. Лоренц наблюдал у галок, что, если самку низшего ранга выбирает в партнерши самец, стоящий выше по иерархической лестнице, эта самка немедленно повышается до него в ранге, т.е. все особи, стоящие ниже самца, начинают ее избегать, хотя некоторые из них раньше занимали высшее положение.

В американской литературе можно найти множество ценной информации по проблемам иерархии. Однако многими авторами она рассматривается как единственный принцип социальной организации. Это не совсем так; иерархические отношения – лишь один из множества типов социальных взаимодействий.

Глава 5. Анализ социального сотрудничества

Повторение изложенного выше

В предыдущих главах я постарался показать, что социальное сотрудничество служит для выполнения широкого спектра задач. Брачное поведение не сводится к совокуплению, а включает множество предваряющих его действий. Функции этих церемоний, называемых ухаживанием, весьма разнообразны. Необходимо свести двух партнеров вместе, синхронизировать их половую активность, преодолеть их сопротивление телесному контакту, предотвратить межвидовое скрещивание. Самка должна преодолеть агрессивность самца. Все эти функции обслуживаются сигнальной системой, посредством которой одна особь влияет на поведение другой. В семейной жизни поведение родителей необходимо координировать, чтобы они по очереди заботились о яйцах или потомках. При кормлении молоди или предупреждении ее об опасности требуется тесное сотрудничество поколений, часто включающее обоюдную сигнализацию. Некоторые из отношений, проявляющихся в семейной жизни, распространяются за ее пределы на групповые взаимодействия, опять же основанные на сигналах. Наконец, я считаю, что драка, и особенно брачная, хотя в некотором смысле и неблагоприятна для особи, очень полезна для вида, поскольку направлена на пространственное разделение особей, предупреждая таким образом вредное для популяции перенаселение. Поскольку драка приводит не только к пространственному разделению, но и к повреждениям животного, преимущество дает существующая у многих видов сигнальная система, сводящая к минимуму травмы, но сохраняющая запугивающий эффект стычки. Угрожающая демонстрация снижает вероятность настоящей драки двумя путями: применяемая владельцем (территории, самки, дупла и т. п.), она отпугивает соперников, а использованная незваным гостем, обнаруживает его для атаки, позволяя хозяину не обращать внимания на других, безвредных пришельцев. Эти функции опять же зависят от сигналов.

Рассмотренная сигнальная система изучалась неоднократно. Хотя в этой области остается еще много неясного, некоторые общие выводы можно сделать уже сейчас.

Выше говорилось, что серебристые чайки кормят свое потомство, отрыгивая немного пищи и показывая часть ее, зажатую концом клюва, птенцу. Тот сначала возбуждается «мяукающим» криком родителя, а затем клюет его клюв, явно используя зрительные стимулы, пока не ухватит корм, который и проглатывает. Таким образом, родитель подает различные звуковые и зрительные сигналы, а птенец на них реагирует. Обсуждая подобные сигнальные системы, я буду называть особь, от которой исходят стимулы, агентом, а ту, что на них отвечает, – реагентом.

Поведение агента

Перед нами встает следующий вопрос: что заставляет агента сигнализировать? Почему чайка-родитель зовет птенца и показывает ему пищу? Исходя из нашего собственного поведения, можно было бы предположить у агента особую цель, которой он стремится достичь своими действиями. Однако строго проверенные данные говорят о том, что такого рода «предвидение», необъяснимым образом, но весьма сильно управляющее нашим поведением, деятельность животных не контролирует. Если бы речь шла о прогнозировании или предвосхищении результатов поведения, невозможно было бы объяснить многие ситуации, в которых действия животных не достигали своей цели, однако животное ничего не предпринимало для того, чтобы исправить положение. Например, если цель крика тревоги – предупреждение других особей, непонятно, почему птицы поднимают шум с одинаковой силой независимо от того, есть рядом их сородичи или нет. Или, если родители представляют себе конечную цель высиживания яиц и выкармливания потомства, почему певчие птицы, в гнездах которых паразитирует кукушка, оставляют собственных птенцов погибать у себя на глазах, после того как кукушонок вытолкнул их из гнезда. Можно показать, что такое поведение (и можно привести еще множество сходных примеров) обусловлено относительно жесткими и немедленными реакциями на внутренние и внешние

стимулы. Певчие птицы не могут кормить своих потомков, если они не выпрашивают пищу. Они не могут согревать их вне гнезда. С другой стороны, птица-родитель должна издавать крик тревоги, заметив хищника, независимо от наличия или отсутствия других птиц, нуждающихся в таком предупреждении.

Если вернуться к серебристой чайке, все данные приводят нас к заключению, что родители жестко реагируют на свое внутреннее состояние и на стимулы, поступающие от гнездового участка и птенцов. Запрограммированность такого поведения четко прослеживается в реакциях чайки-родителя на мертвого птенца. Я неоднократно наблюдал, как эти птицы убивают потомство своих соседей. Родители яростно защищают птенца, пока он жив, но, стоит ему испустить дух, они же его и съедают. Птицы больше не слышат характерных призывов, не видят движений, и этого достаточно, чтобы объект перестал быть потомком и стал пищей.

Сделанный вывод, вне всякого сомнения, можно обобщить. За исключением, возможно, самых высших животных, у прочих сигнальное поведение представляет собой непосредственную реакцию на внутренние и внешние стимулы. И в этом существенное различие между животными и человеком. Сигнальное поведение первых можно сравнить с плачем ребенка или с невольными проявлениями злобы или страха у людей любого возраста. Такой «эмоциональный язык» и разумная речь – вещи разные. Общение животных происходит на уровне нашего «эмоционального языка».

Далее, сигнальное поведение является врожденным, вероятно, во всех рассмотренных выше случаях. Это было доказано для ряда животных путем выращивания их в изоляции от других особей того же вида, т.е. так, чтобы они не могли наблюдать их поведение и имитировать его. Фактически, как теперь известно, настоящее подражание встречается в природе крайне редко. Однако всегда удивительно наблюдать, как такое одинокое животное без всякой подготовки выполняет сложные поведенческие программы типа строительства гнезда, драки с соперником или ухаживания за самкой. Например, самец трехиглой колюшки, выращенный в изоляции со стадии икринки, демонстрировал все детали бойцовского поведения и полную цепь действий по ухаживанию, когда по достижении его половой зрелости я подсаживал к нему самца или самку. В этом плане «язык» животных также отличается от человеческой речи.

В некоторых случаях кое-что известно о причинах того или иного типа поведения агента. Наблюдателя всегда поражает гротескный характер любого рода «демонстрации», неважно, используется она для угрозы, при ухаживании или в других ситуациях. Уже давно сформулировано общее правило: если при демонстрации используется броско окрашенная часть тела, она всегда выставляется напоказ. Гребни набухают, крылья или хвосты поднимаются, клювы широко раскрываются и т. п. Широкой стороной эти ярко окрашенные части всегда будут обращены к реагенту. Многие птицы демонстрируют перед самками великолепные «веера», образуемые горловым оперением, крыльями или хвостом, развернутыми «анфас» или «в профиль». Угрожая находящемуся спереди сопернику, рыбы оттопыривают жаберные крышки; демонстрируя себя сбоку, они расправляют все свои плавники. Движения и морфология взаимодействуют для достижения максимального зрительного эффекта.

Сейчас в некоторых случаях известно не только вызывающие демонстрацию внешние и внутренние стимулы, но и то, почему демонстрация принимает именно такую форму. Больше всего данных в этом плане накоплено по угрозе и ухаживанию.

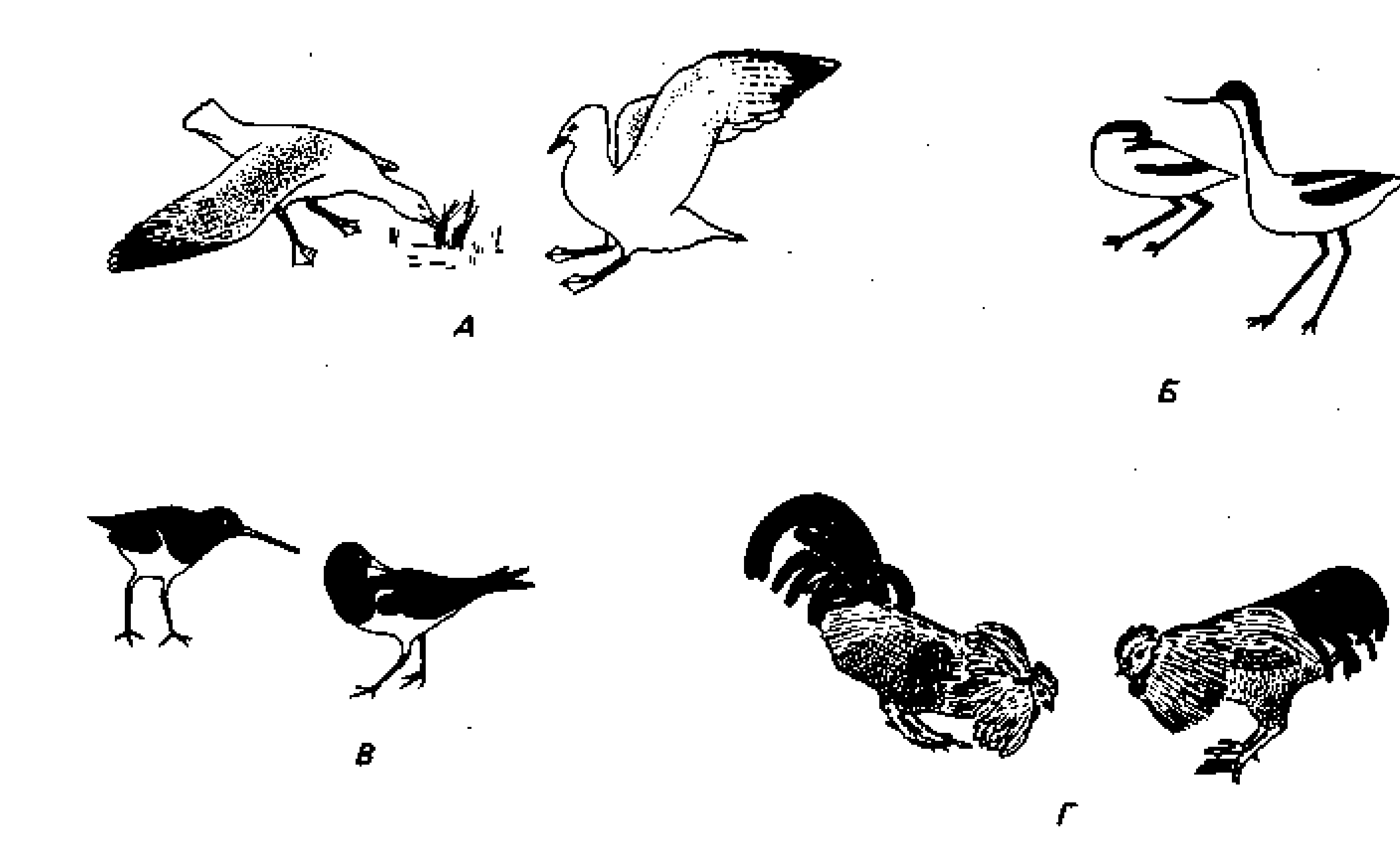


Рис. 47. Различные виды смещенной активности, функционирующие как угрожающие демонстрации. *А.* Дерганье травы (смещенный сбор гнездового материала) у серебристой чайки. *Б.* Смещенное засыпание у шилоклювки. *В.* Смещенное засыпание у кулика-сороки. *Г.* Смещенное питание у домашнего петуха.

Анализ обстоятельств, приводящих к угрожающему поведению, показал, что оно проявляется, когда у агента одновременно активируются два побуждения – к нападению и бегству. В случае территориальных конфликтов легко понять, как это происходит. Поскольку в пределах индивидуальной территории чужак вызывает нападение ее хозяина, а вне ее – его бегство, столкновение с соперником как раз на границе собственных владений одновременно стимулирует и агрессивность, и страх. Это приводит к «напряжению», т.е. сильной активации двух антагонистических тенденций, которая в подобных условиях находит выход в так называемой «смещенной активности». Угрожающая поза трехиглой колюшки – ее пример. Когда два самца вступают в упорную борьбу, их любопытное положение вниз головой завершается рытьем песка – первой фазой строительства гнезда. В таком поведении находит выход столкновение побуждений к нападению и бегству, двигательные программы которых антагонистичны и не могут реализоваться одновременно. Другие виды при пограничных конфликтах ведут себя сходным образом, хотя смещенная активность у разных животных неодинакова (рис. 47). Так, журавли и скворцы начинают чистить оперение, синицы как бы клюют корм, а многие кулики даже принимают позу сна!

Возвращаясь к колюшке, следует отметить, что ее угрожающая демонстрация не просто «смещенное» рытье песка. Обычно самцы поворачиваются друг к другу широкой стороной и оттопыривают один или оба брюшных шипа. Это часть поведенческой программы самих активированных побуждений – действие по защите от врага. Любая колюшка делает так при столкновении как с соперником, так и с хищником типа щуки. В угрожающей позе отражается и стремление атаковать: самцы яростно кусают песок – гораздо сильнее, чем при обычном рытье, когда они готовят место для гнезда. Эти укусы напоминают настоящую атаку на соперника; рыба как бы показывает, что она способна сделать с другой, если «соберется с духом».

Сходное угрожающее поведение наблюдается и у серебристой чайки. В гл. 1 описано, как при столкновении с соперником самцы выдергивают из земли траву или мох. Это –

смещенный сбор гнездового материала, используемый в качестве угрозы. Он отличается от настоящего: угрожающая сопернику чайка клюет землю гораздо энергичнее, чем требуется для того, чтобы поднять соломинку, она изо всех сил дергает за корни, пучки травы и т. п. В этом опять же легко угадать ее действия в отношении другой чайки, если бы произошла настоящая драка.

Такого рода смещенная активность возникает только в случае очень сильного напряжения. В смягченной форме конфликта угрожающее поведение обычно выглядит сочетанием поведенческих элементов, связанных с обоими вызывающими его побуждениями. Колюшка мечется вперед-назад, чередуя нерешительные атаки и отступления. У серебристой чайки элементы обоих побуждений сочетаются в позе: вытягивание шеи, опускание вниз клюва и приподнимание крыльев – часть боевых действий: подготовка к клеванию и битью крыльями соперника. Когда тот близко, шея несколько втягивается, указывая на тенденцию к отступлению. Таким образом, «вертикальная угрожающая поза», т.е. намечающаяся атака, модулируется тенденцией к бегству.

Ухаживание тоже происходит в условиях напряжения. Однако лежащие в его основе побуждения иные. Всегда присутствует половой инстинкт. Однако его реализации могут мешать различные условия. Уже говорилось, что сотрудничество при брачном поведении часто зависит от взаимной сигнализации партнеров. Если животное ожидает сигнала, а тот по каким-то причинам не поступает, следующая реакция в цепочке невозможна. Такая ситуация оставляет животное с сильно возбужденным, но сдерживаемым половым инстинктом. В результате появляется смещенная активность. Показано, что к ней относится движение, которым самец колюшки демонстрирует самке вход в гнездо, ожидая, пока партнерша войдет внутрь. «Тормошение» самки, приводящее к икрометанию, также является смещенной активностью, возникающей во время ожидания самцом появления икринок, необходимых для запуска его собственной эякуляции. Оба этих примера соответствуют смещенному «обмахиванию» гнезда (настоящее служит для направления на икринки вентилирующего потока воды и входит в родительское поведение).

Зигзагообразный танец самца колюшки обусловлен другой ситуацией. Он связан с тем, что самка активирует у него два различных побуждения: она стимулирует его к атаке и одновременно – к ведению ее в сторону гнезда, т.е. к чисто половому поведению. В итоге каждый «зиг» – это зачаточное ведущее движение, а каждый «заг» – начало нападения. Таким образом, зигзагообразный танец – это сочетание двух незавершенных действий, обусловленное одновременной активацией полового и агрессивного побуждений.

Несколько этих примеров показывают, что по крайней мере некоторые демонстрации состоят из движений, связанных с другими поведенческими программами. Это либо сочетание элементов, основанных на различных побуждениях, либо смещенная активность, выводимая из совершенно не относящейся к действующей потребности формы поведения. Хотя такой анализ проведен всего для нескольких видов, вполне вероятно, что у большинства сигнальных движений именно такой производный характер. По причинам, рассмотренным в гл. 8, они не всегда распознаются с первого взгляда; часто необходимы детальные сравнительные исследования.

Поведение реагента

Обратившись теперь к поведению реагента, можно также обнаружить, что оно врожденное. Птенец серебристой чайки стремится клюнуть конец родительского клюва сразу же, без всякого научения. Выращенный в изоляции самец колюшки агрессивно реагирует на других самцов и ухаживает за самками, хотя у него не было никакой возможности этому научиться. Другими словами, речь идет не только о врожденной способности выполнять некоторые двигательные программы, но и о восприимчивости к особым запускающим и направляющим действия стимулам.

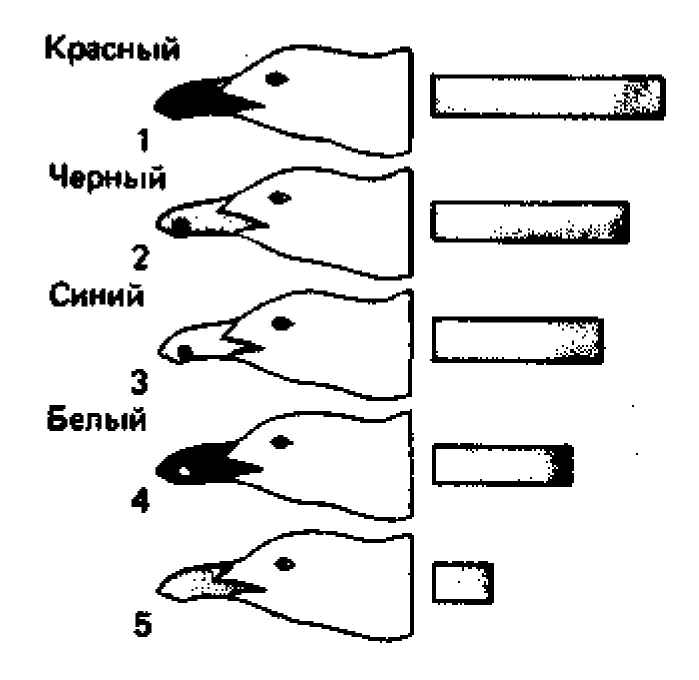


Рис. 48. Модели голов серебристой чайки с пятнами разного цвета на клюве (1–4) и без пятна (5). Полоски справа отражают частоту выпрашивающей реакции, вызванной соответствующей моделью.

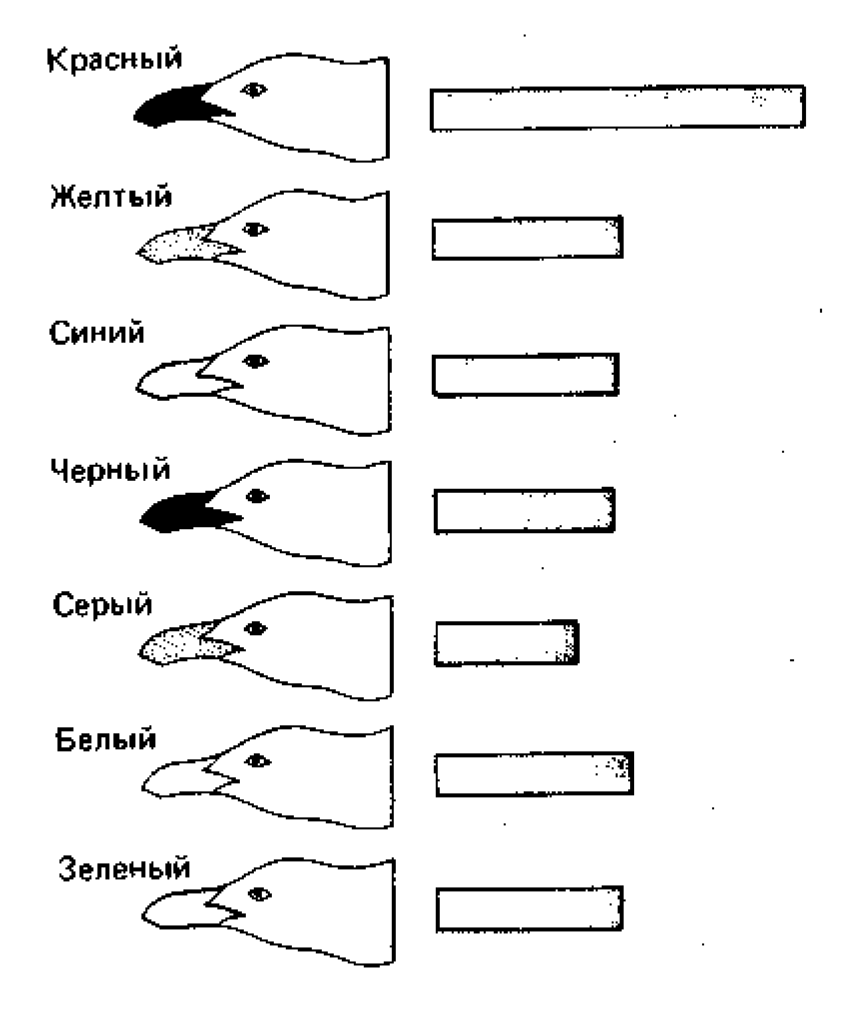


Рис. 49. Модели головы серебристой чайки с клювами разного цвета. Красный клюв вызывает больше реакций, чем любой другой, в том числе и желтый.

Способность реагировать на сигналы специально изучалась во многих случаях. Некоторые из результатов уже были описаны в предыдущих главах. Рассмотрим теперь

более подробно выпрашивающее поведение птенца серебристой чайки, поскольку в данном случае точно известно, на какие стимулы он реагирует. Можно стимулировать выпрашивание, предъявляя ему плоские картонные макеты родительской головы (вкладка 6). На конце клюва у взрослой серебристой чайки находится красное пятно, четко выделяющееся на желтом окружающем фоне. Когда этого пятна на макете нет, птенец реагирует гораздо слабее, чем в случае «нормального» макета с пятном (рис. 48). Если предъявлять их по очереди нескольким птенцам, среднее число реакций на макет без пятна оказывается в четыре раза меньше. Если это пятно не красное, стимулируется промежуточное число реакций. Оно зависит от степени контраста между цветом пятна и фона. Аналогичным образом, т.е. сравнивая реакции птенца на разные макеты, можно изучить влияние желтой фоновой окраски клюва. Удивительно, но от нее поведение птенцов почти не зависит, за исключением того, что на красный клюв они реагируют вдвое чаще, чем на любой другой (рис. 49). Клюв естественного желтого цвета вызывает не больше реакций, чем белый, черный, зеленый или синий. Окраска головы также не играет роли: можно было бы ожидать, что белая голова вызовет больше реакций, чем черная или зеленая, но это вовсе не так. Не существенна и форма головы; неважно даже, есть ли она вообще – был бы клюв. Однако птенцы прекрасно видят голову родителя, поскольку случайно могут клюнуть в основание клюва или даже в красное веко кормящей тики. Когда они голодны, для них существует только одно – родительский клюв с красным пятном. Кроме того, он должен быть тонким и длинным, направленным вниз, находиться как можно ближе к птенцу и пониже над землей. Вот и все стимулы; остальное для птенца не имеет значения. Поведение и окраска родителей прекрасно удовлетворяют этим требованиям, так сказать, полностью соответствуя ожиданиям потомства. Взрослая чайка подходит к птенцу, предъявляет ему свой клюв в почти вертикальном положении вниз концом, на котором находится красное пятно. Это совпадение признаков родителей и стимулов, на которые реагирует птенец, удивительно, если вспомнить, что он «не знает», как выглядит родитель или как он себя ведет.

У многих других изученных животных также наблюдалось, что реагент, точно так же как и птенец чайки, отвечает всего на несколько стимулов, исходящих от агента. Уже говорилось, что агрессивность у зарянки вызывает в основном красная грудь сородича, а драка у колюшек возникает как реакция в первую очередь на красное брюхо другого самца. «Усы» самца золотого дятла значат для сородичей больше любого другого его признака и т. д. По-видимому, у таких цветов, форм, звуков, движений только одна функция – вызывать соответствующую реакцию другой особи. Впервые мысль о том, что социальные реакции часто запускаются как будто специально приспособленными для этого стимулами, была четко сформулирована Лоренцем. Такие признаки он назвал релизерами[2]. Лоренц описывает свою концепцию релизеров следующим образом: «Средства, выработавшиеся для посылки ключевых стимулов, могут заключаться в морфологических признаках типа особого цветного узора или специфической структуры или в инстинктивном действии типа принятия особой позы, „танца“ и т. п. В большинстве случаев они включают оба компонента, т.е. определенные инстинктивные действия служат для демонстрации узоров или структур, развившихся специально для этих целей. Все эти приспособления, используемые для запуска заданной реакции, я назвал релизерами независимо от того, имеют они зрительную или звуковую природу, являются действием, структурой или цветом».

Данные, собранные на сегодняшний день специалистами, работающими в этой области, по-видимому, в целом подтверждают гипотезу Лоренца. Правда, лишь в нескольких случаях доказана ее полная состоятельность, и впереди еще много неясного, но в общем принцип релизеров представляется весьма полезным для понимания механизмов социального

[2] Оригинальный немецкий термин – «Ausloser», буквально означающий «высвободитель», «пускатель». – *Прим. пер.*

сотрудничества. В приводимом ниже обзоре таких стимулов они будут рассмотрены в зависимости от сенсорной модальности без учета связанной с ними функции.

Обзор релизеров

Звуки важны для групп с хорошо развитыми органами слуха. Уже говорилось, что самцы многих видов привлекают самок специфическими громкими криками, которые если кажутся человеку приятными, получают название песен. Экспериментальных данных в пользу воздействия песни как релизера мало, и в опытах следовало бы шире использовать множество имеющихся записей птичьих сигналов. Возможно, «блеяние» самца бекаса (рис. 50), треск самца козодоя и барабанная дробь самца дятла выполняют строго определенные функции, но экспериментально это не проверено.

Другая группа животных, в жизни которых важную роль играют крики и «песни», – лягушки и жабы. Естественно, всем знакомо кваканье самцов травяной лягушки и обыкновенной жабы. В субтропиках и тропиках обитает гораздо больше шумных видов земноводных, причем у некоторых из них настолько мелодичные голоса, что назвать их песней можно с гораздо меньшей натяжкой, чем звуки, издаваемые нашими лягушками. О точной функции этих песен и других криков амфибий известно пока мало.



Рис. 50. «Блеющий» бекас звук создается вибрацией наружных перьев хвоста.

Хотя некоторые экспериментальные данные говорят о том, что стрекотание кобылок и сверчков выполняет в принципе ту же роль, что и птичье пение, значение звуков, издаваемых другими насекомыми, почти совсем не изучено. Ухаживающий самец кузнечика издает серию различных «трелей»; они видоспецифичны и у каждого вида весьма устойчивы. Кроме того, звуковые сигналы свойственны цикадам, муравьям и некоторым другим группам насекомых, но их функции неясны.

Довольно распространены и химические сигналы, действующие на органы обоняния, но и в этом случае их функция понятна лишь в немногих случаях. Уже упоминалось, что самцов бабочек привлекает к самкам запах, а млекопитающие оставляют пахучие метки на границах своей территории. Запах бывает важен и при ухаживании как «соблазняющее» средство, стимулирующее взаимодействие со стороны самки. Такова функция пахучих чешуек самца бабочки сатира. Они собраны узкой полосой на верхней стороне переднего крыла самца. Их щетковидная форма способствует испарению секретов пахучих желез (рис. 51). Кульминация ухаживания самца, стоящего перед самкой, – его «поклон»: расправляя передние крылья, он захватывает между ними антенны самки. В результате терминальные органы обоняния, расположенные на булавовидных расширениях ее антенн, приводятся в соприкосновение с пахучими участками. Самцы с удаленными пахучими чешуйками и с их основаниями, покрытыми шеллаком, добиваются меньшего успеха при ухаживании, чем контрольные самцы с покрытыми шеллаком другими частями крыла.

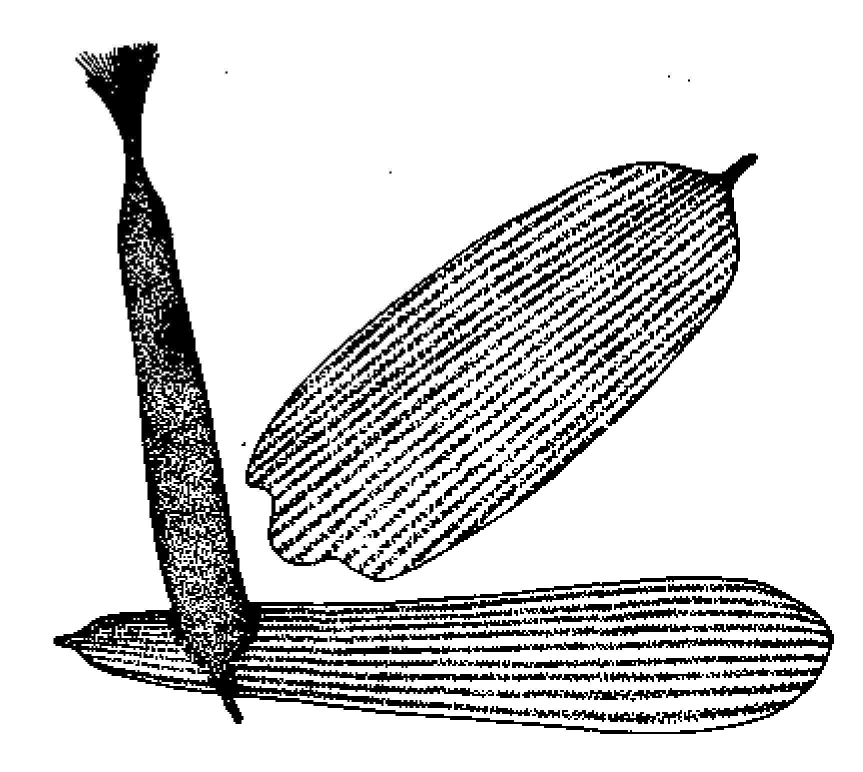


Рис. 51. Две обычные и одна пахучая чешуйки самца сатира Семела.

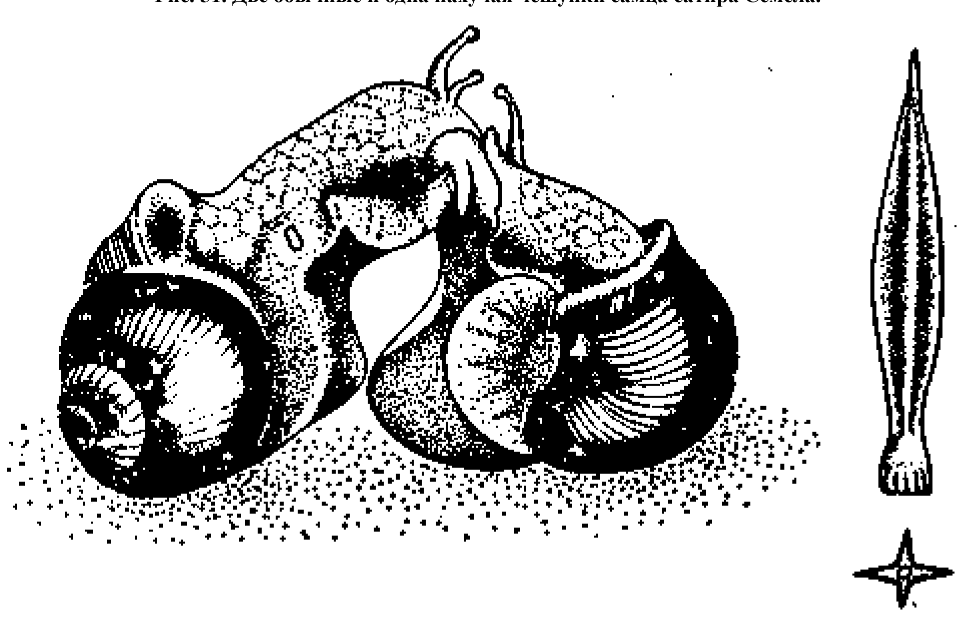


Рис. 52. Спаривание виноградных улиток. Справа – «любовная стрела».

В социальном сотрудничестве используются и осязательные стимулы. Когда самец колюшки приводит самку к гнезду, она входит в него и готовится метать икру. Однако последнее требует тактильной стимуляции со стороны самца, который «тормошит» партнершу.

Другой пример использования при ухаживании осязательных стимулов – спаривание виноградной улитки *(Helix pomatia)* (рис. 52). Поскольку эти моллюски – гермафродиты, оба пола ухаживают друг за другом с одинаковой интенсивностью. Церемония состоит из серии поз и движений, завершающейся совокуплением. Шимански сумел спровоцировать полный цикл ухаживания, имитируя стимулы, обычно исходящие от партнера, путем мягких касаний улитки кисточкой. Кульминацией такого «тактильного ухаживания» служит очень мощный стимул: в тело партнера вонзается острое известковое образование – так называемая «любовная стрела», воздействие которой и вызывает собственно совокупление.

Как уже говорилось, угрожающая демонстрация у многих рыб включает в себя тактильные стимулы особого рода, воздействующие на органы боковой линии.

Брачное поведение различных тритонов сопровождается серией сигналов зрительной, осязательной и химической природы. Самец обыкновенного тритона начинает ухаживание, располагаясь перед самкой с поднятым гребнем и повернувшись к ней боком (рис. 53). Затем он совершает внезапный рывок, посылая на партнершу сильный поток воды, который часто отбрасывает ее в сторону. После этого самец располагается головой к самке, направляет хвост вперед параллельно туловищу и, волнообразно его изгибая, гонит на партнершу тихий поток воды, возможно переносящий химический стимулятор (рис. 54). Если та реагирует на это, продвигаясь к самцу, он разворачивается и сначала ползет от нее, спустя некоторое время останавливается, ждет, когда она прикоснется к его хвосту, а после этого откладывает сперматофор, который самка втягивает в свою клоаку. И здесь требуются экспериментальные исследования для проверки очевидного предположения о том, что первое движение тритона – зрительная демонстрация, второе посылает тактильные стимулы, а третье связано с химическими сигналами.

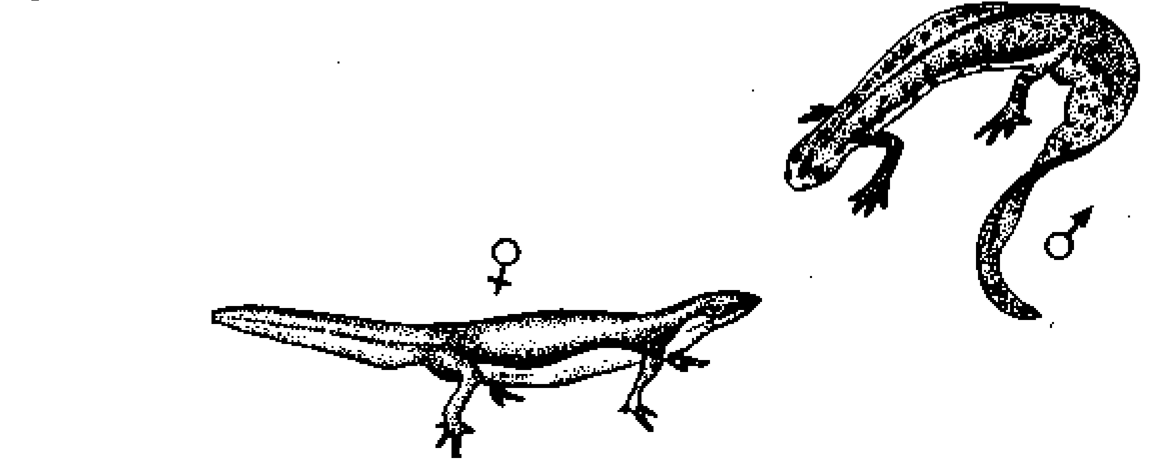


Рис. 53. Фаза зрительной демонстрации у обыкновенного тритона.

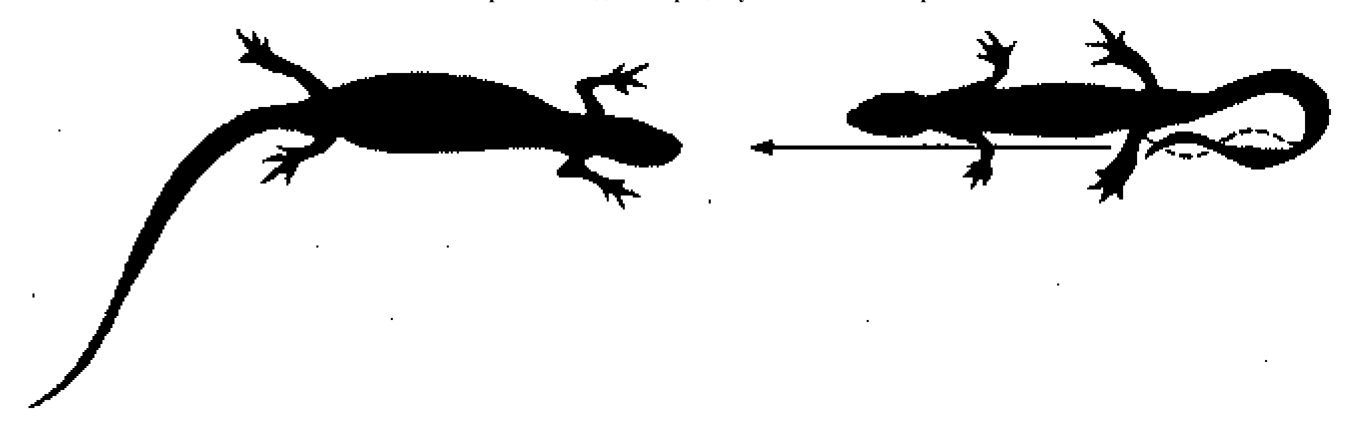


Рис. 54. Самец обыкновенного тритона направляет поток воды на самку.

Зрительные релизеры известны относительно хорошо, хотя и в их случаях еще требуется много уточнений. Приведенные выше примеры лишь показывают, что в качестве таких стимулов могут использоваться движение, форма и цвет. У некоторых видов основную роль играет движение, например при различных демонстрациях, связанных с ухаживанием и угрозой у серебристой чайки. В других случаях главное – цвет; достаточно вспомнить о красном брюхе колюшки или красном пятне на нижней челюсти серебристой чайки. Обычно цвет и движение воздействуют вместе, и потом движение всегда удобно для демонстрации особых структур, влияющих на реагента. Приспосабливается ли движение к структуре или структура к движению, или они приспосабливаются друг к другу – проблема эволюционная.

Я еще вернусь к ней в гл. 8.

Заключение

Насколько удалось выяснить к настоящему времени, социальное сотрудничество, по-видимому, зависит в основном от системы релизеров. Тенденция особей подавать такие сигналы – врожденная, тенденция реагировать на них определенными действиями – также. Социальные релизеры, по-видимому, всегда хорошо заметны и относительно просты. Это важно, поскольку из других работ известно, что любые сигналы, «запускающие» врожденные формы поведения, всегда являются простыми «знаковыми стимулами». Следовательно, структуры и элементы поведения, действующие как релизеры, сформировались как особого рода знаковые стимулы. Поскольку одна из функций релизеров – обеспечение репродуктивной изоляции, они видоспецифичны, т.е. отличаются от используемых другими видами. Таким свойством не всегда обладает отдельный релизер, но оно характерно для их последовательности, достигающей высокой специфичности в целом даже при невысокой специфичности каждого ее элемента.

Однако не вся коммуникация основана на релизерах; проблема несколько сложнее. Как уже говорилось, многие социальные животные реагируют на релизеры своего вида, только когда они исходят от определенных особей, известных данному животному «лично». Значит, индивидуальные связи, установившиеся в процессе научения, приводят к тому, что особь реагирует только на сигналы, поступающие от одного или нескольких индивидов; это также реакция на «общевидовые» релизеры, но проявляющаяся лишь после ограничения внимания отдельными сородичами.

Ответ реагента иногда выражается в немедленном и простом движении. Однако часто природа реакции внутренняя. В таком случае сигнал изменяет состояние особи и подготавливает ее к более сложной и разнообразной деятельности.

Таким образом, можно видеть, что функционирование сообщества обеспечивается свойствами его членов. У каждого из них есть тенденция совершать сигнальные движения, запускающие «правильные» реакции у других особей; каждый член сообщества способен специфически воспринимать сигналы своего вида. В этом смысле сообщество определяется индивидами.

Социологи и философы иногда заявляют, что индивиды определяются потребностями сообщества; на первый взгляд это мнение прямо противоположно высказанному выше. Дискуссии по данному вопросу привели к заключению, что в каком-то смысле верны оба положения. Первое правомерно с «физиологической» точки зрения, а второе – с эволюционной. Когда индивиды ведут себя ненормально, сообщество, естественно, страдает, и в этом смысле ясно, что оно определяется составляющими его особями. Однако выживают только группы, образованные нормальными индивидами, поскольку только они способны должным образом размножаться. Значит, результат сотрудничества особей непрерывно проверяется на уровне всей группы, которая, таким образом, самим своим существованием определяет сохранение тех или иных свойств индивидов. Такое рассуждение можно применить и к особи с составляющими ее органами. Особь, естественно, определяется своими органами в том смысле, что неправильное функционирование одного из них угрожает жизни всего организма. Однако результат взаимодействия органов, т.е. сама особь, существует как единое целое, и выживают только экземпляры с правильно функционирующими органами. Таким образом, успех всего организма в конечном итоге определяет свойства его составляющих.

Глава 6. Отношения между различными видами

В предыдущих главах было показано, что сотрудничество между особями одного и

того же вида часто основано на системе релизеров. Один индивид подает сигнал, на который реагирует другой. Однако такие отношения, безусловно, не ограничены лишь животными одного вида; известно множество случаев межвидового взаимодействия, основанного на сходной системе сигналов; некоторые из таких примеров будут рассмотрены ниже.

Здесь следует различать две категории отношений. Во-первых, многие виды выработали приспособления, функция которых заключается в запуске реакции других видов. Во-вторых, многие виды специализировались противоположным образом, т.е. делают все возможное, чтобы избежать реакции окружающих, а точнее говоря, стремятся не вызвать пищевой реакции у хищника, не привлечь его внимания.

Запуск реакций

Эту категорию отношений наиболее четко демонстрирует связь окраски цветков с опыляющими их насекомыми. Сейчас главным образом благодаря работам немецких ученых известно, что многие цветки прекрасно приспособлены к привлечению и направлению действий своих опылителей. Их главный релизер – цвет.

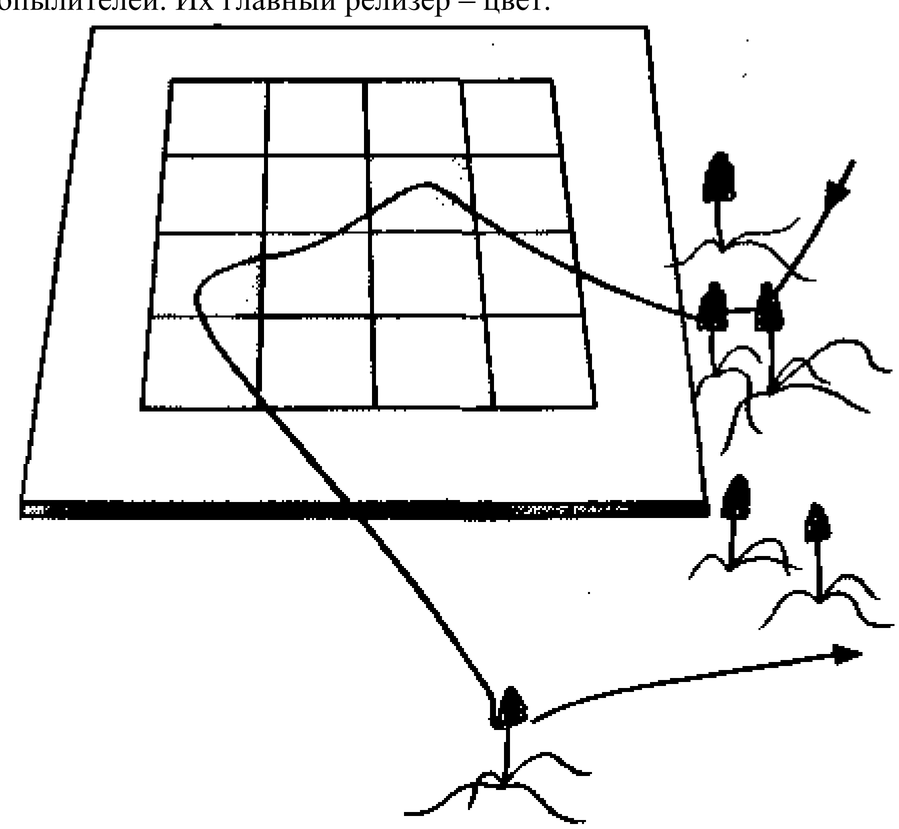


Рис. 55. Траектория полета мухи жужжало *(Bombylius)* между растениями гадючьего лука и синими бумажными квадратами.

После того как фон Фриш, оспаривая заявление Гесса о цветовой слепоте медоносных пчел, доказал, что они очень хорошо различают цвета, то же самое было продемонстрировано для шмелей, мух, бабочек. Посещение многими из этих насекомых цветков направляется главным образом окраской последних. Например, легко приучить медоносную пчелу посещать желтые или синие листы бумаги, ставя на них прозрачное блюдце с сахарным сиропом. В критическом опыте сироп убирается, а пчеле предлагают набор разноцветных листов бумаги вместе с тонко подобранной серией серых тонов различной «светлоты». Пчелы летят на те цвета, к которым приучены. Можно принять необходимые меры предосторожности, чтобы удостовериться в отсутствии реакции на ультрафиолетовые или инфракрасные лучи, получив в результате четкое доказательство наличия у пчел цветового зрения.

Важность окраски цветков для пчел изучалась неоднократно. Например, Нолл отметил, что пчелы, посещающие желтые цветки ладанника *(Helianthemum),* иногда опускаются и на желтые цветки других растений. Он оборвал желтые лепестки ладанника, оставив на месте остальные части цветка, содержащие пыльцу и нектар. Пчелы перестали замечать такие растения, однако снова стали их посещать, когда Нолл прикрепил к цветоложу вместо лепестков желтые кусочки бумаги подходящей формы. Сходные опыты проводились с мухой жужжало *(Bombylius)* и синими цветками гадючьего лука. Когда среди этих растений положили что-то вроде шахматной доски с бумажными квадратами различных цветов и различных оттенков серого цвета, мухи садились только на синие квадраты и избегали любые другие (рис. 55).

У многих растений вокруг цветков находятся окрашенные листья, которые, хотя и не являются частью генеративного аппарата, существенно усиливают его заметность. Для обыкновенного садового однолетника шалфея хохлатого *(Salvia horminum)* родом из Средиземноморья характерен «венец» из темно-фиолетовых листьев, которые гораздо ярче мелких и бледных розовато-лиловых цветков этого растения. В Средиземноморье пчелы сначала реагируют на хорошо заметный венец, а затем опускаются к цветкам. Нолл наблюдал, что медоносные пчелы в Праге, где хохлатый шалфей встречается только в ботаническом саду, не умеют находить его цветки и, будучи привлечены венцом, долго ползают между его листьями, пока, наконец, не натыкаются на невзрачный венчик (рис. 56).

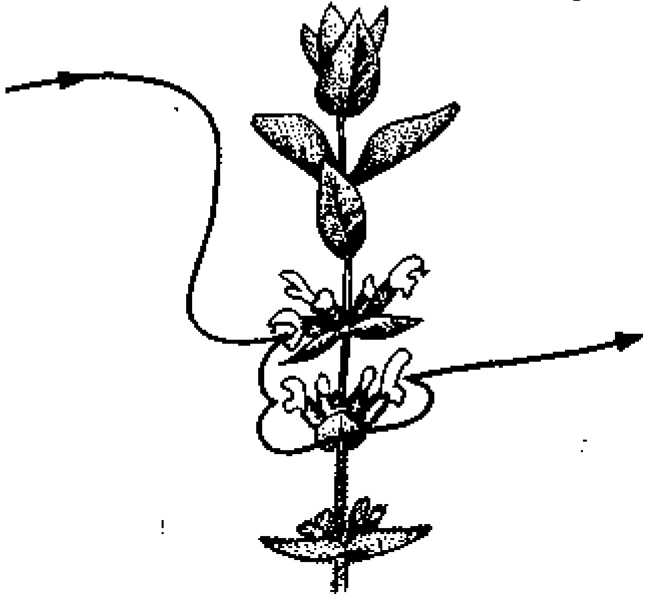


Рис. 56. Траектория полета медоносной пчелы, привлеченной фиолетовыми листьями «венца» ***Salvia horminum.***

Неожиданные результаты наблюдались, когда описанный выше опыт с «шахматной доской» ставился на насекомых, посещающих обыкновенный красный мак-самосейку. Например, шмели, хотя явно и сильно привлекаются его цветками, не садятся на красную бумагу, предъявляемую рядом с ними. Это обусловлено тем, что насекомые не реагируют на красный цвет мака. По сути дела многие из них вообще к этой части спектра не восприимчивы; она для них черная, т.е. красный как бы означает здесь «инфражелтый». Насекомые реагируют на ультрафиолетовые лучи, отражаемые маком. Они не только чувствительны к этой части спектра, далеко выходящий за пределы воспринимаемого нами диапазона, но и видят ее как особый, отличный от прочих цвет. Таким образом, красный цвет мака, по-видимому, не адаптация к зрению насекомых, а просто побочный эффект, тогда как его ультрафиолетовая «окраска» имеет огромное значение. В английской флоре истинно красные цветки исключительно редки. Большинство «красных» венчиков на самом деле пурпурные, т.е. в их окраске сочетаются красный и синий оттенки, и именно на последний из них реагируют насекомые.

Настоящие красные цветки встречаются в областях, где обитают опылители-птицы. Например, у многих американских растений, посещаемых колибри, они огненно-красные. На наших широтах растения также приспособлены к птицам: поедаемые ими ягоды (возможно, это необходимо для прорастания семян) часто ярко-красного цвета.

На многих цветках находятся так называемые «нектарные указатели», т.е. узоры из пятен или полос, расположенных вокруг центра цветка таким образом, что как бы ведут к нему. В некоторых случаях направляющая функция нектарных указателей была продемонстрирована экспериментально. У цветков обыкновенной льнянки *(Linaria vulgaris)* на нижней губе как раз под входом в цветковую трубку находится темно-оранжевое пятно (рис. 57).

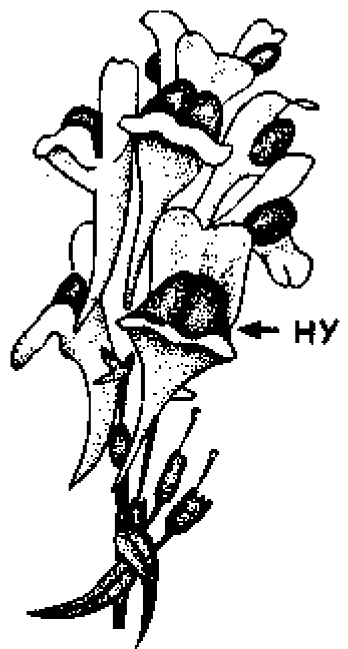


Рис. 57. Льнянка обыкновенная и ее оранжевый нектарный указатель (НУ).

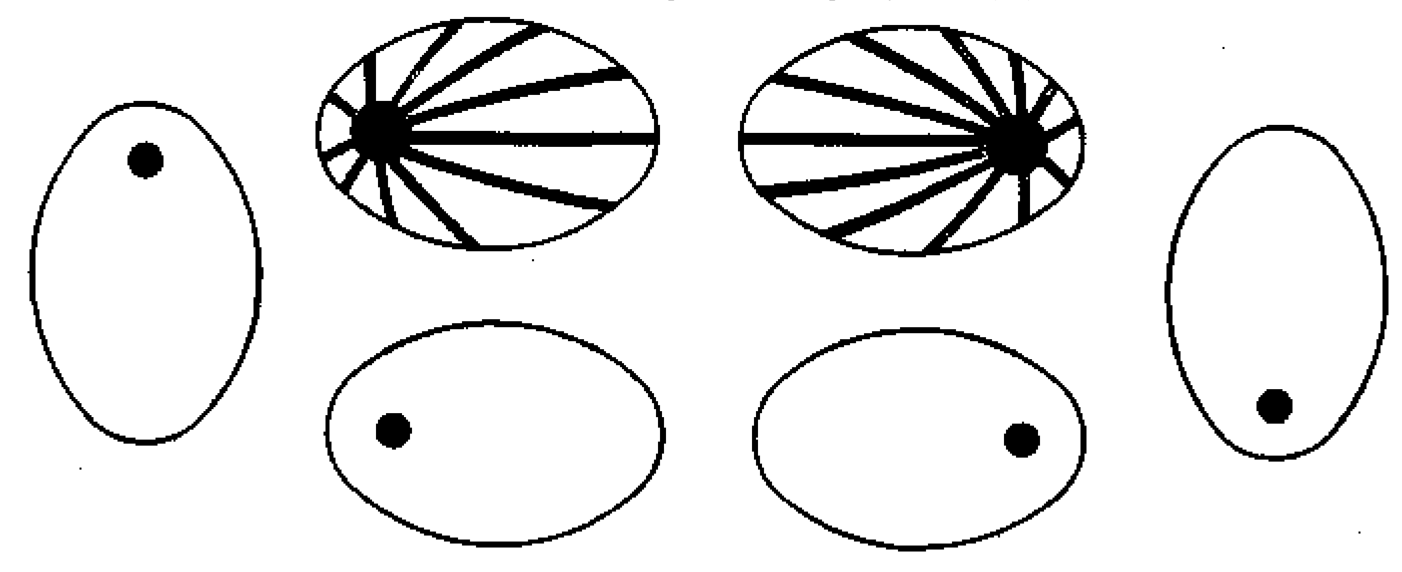


Рис. 58. Модели цветков с нектарными указателями. Движения посещающей их бабочки хоботника обыкновенного направляются к круглым пятнам.

Бабочка обыкновенный хоботник, ротовой аппарат которой достаточно длинный, чтобы высасывать нектар из глубоких шпорцев этих венчиков, направляет его конец точно на оранжевое пятно, в результате безошибочно находя путь к пище. Реакции на нектарные указатели, выглядящие яркими полосами, расходящимися от центра цветка, наблюдались

Ноллом и Куглером в опытах с искусственными венчиками (рис. 58).

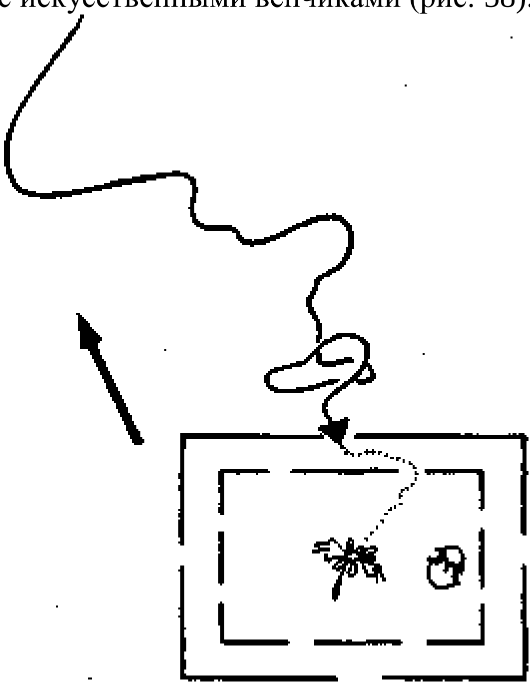


Рис. 59. Траектория полета соснового бражника, направляемого запахом скрытых от него цветков жимолости. Жирная стрелка указывает направление ветра.

Естественно, насекомых привлекает не только окраска цветков; определенную роль играет и их запах. Способ его использования разными видами насекомых неодинаков. Медоносные пчелы и шмели, по-видимому, прежде всего привлекаются окраской цветков; их легко ввести в заблуждение моделями из цветной бумаги. Однако, хотя они к ним и подлетают, садятся на подделку редко и поворачивают назад с расстояния около 1 см. С другой стороны, они опускаются на бумагу, если она пахнет настоящим цветком. Для этих насекомых запах представляет собой средство более тонкого распознавания нужного объекта.

Показано, что некоторые бабочки реагируют на запах по-другому. Различные ароматы не привлекают их, а вызывают реакцию на окрашенные объекты, в основном желтые и синие. Запах просто стимулирует зрительное восприятие, но сам по себе не задает направления полета. Однако сильный аромат многих цветков, раскрывающихся в сумерки, может привлекать бабочек и на расстоянии. Я наблюдал поразительный пример этого в случае цветков жимолости, помещенных в деревянный ящик с системой щелей. Цветки находились в центре ящика, так что были невидимы снаружи, но их запах свободно распространялся сквозь щели. В сумерки установка привлекла несколько сосновых бражников, которые отреагировали на нее с расстояния до десяти метров. Они летали зигзагами и кругами вокруг ящика и вскоре находили вход в него (рис. 59). Нолл, исследовавший зрительные реакции различных бражников, обнаружил, что для них важна и окраска цветка, которую они различают при таком слабом освещении, когда человеческий глаз цвета не воспринимает.

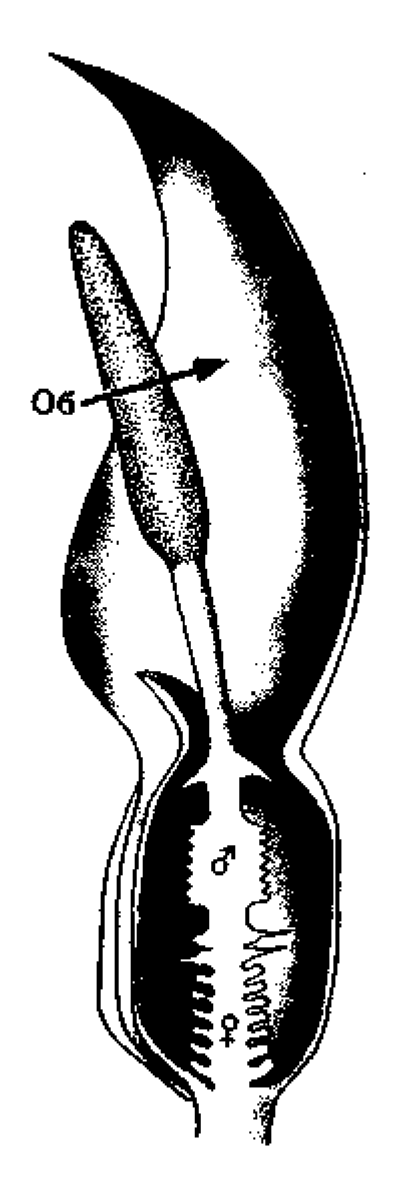


Рис. 60. Продольный разрез соцветия аронника пятнистого, демонстрирующий мужские и женские цветки внутри ловушки и обвертку (Об).

В качестве последнего примера разнообразных взаимоотношений между цветками и насекомыми следует упомянуть цветки-ловушки. Наиболее известный их пример в британской флоре – аронник пятнистый *[Arum maculatum).* Каждый его «цветок» – на самом деле соцветие, окруженное широким листом-обверткой.

Вершина соцветия несет «булаву», распространяющую запах, который привлекает разнообразных насекомых. Садясь либо на саму булаву, либо на внутреннюю поверхность обвертки, они немедленно падают в находящуюся внизу полость, поскольку эти поверхности очень скользкие. В «горлышке» над полостью находится венчик волосков, задерживающий крупных насекомых и позволяющий им улетать прочь, но свободно пропускающий внутрь мелкие виды. Скользкие стенки полости и не менее скользкие волоски не дают им выбраться наружу. Единственное, что им остается, – это ползать по соцветию. В течение первого дня мужские цветки остаются закрытыми, но женские открыты и готовы к опылению. Поскольку насекомые содержатся в плену только сутки и перелетают от одного аронника к другому, есть шанс, что некоторые из них уже несут на себе пыльцу этого растения. Как только женские цветки опылены, клетки стенки полости сморщиваются, перестают быть скользкими, и все насекомые получают возможность выйти наружу. Однако перед этим раскрываются мужские цветки, и, покидая аронник, насекомые уносят на себе его пыльцу, которая будет оставлена на следующем посещенном ими экземпляре того же вида.

Таким образом, можно видеть, что растения выработали множество приспособлений

для привлечения и направления действий насекомых-опылителей. У многих насекомых реакция на них врожденная. Это доказано, например, для шмелей и бражников в отношении окраски цветков и не исключено в случае многих других видов. Однако известно также, что медоносные пчелы, шмели и другие насекомые периодически специализируются то на одном, то на другом виде растений. Как врожденная реактивность сочетается с процессами научения, точно в каждом конкретном случае неизвестно, и в этой области перед исследователями еще много работы.

Подобные межвидовые отношения относят к мутуалистическим, как и случаи внутривидового сотрудничества. Обе стороны получают от них выгоду. Однако известны межвидовые релизеры, обеспечивающие лишь односторонние преимущества. Поскольку они представляют значительный интерес с многих точек зрения, некоторые из них будут вкратце рассмотрены ниже.

Удилыциковые (Lophiidae) – семейство рыб, к которому относится морской черт *(Lophius piscatorius),* обитающий и в Северном море. У него в процессе эволюции выработалась сигнальная структура, обманом увлекающая мелких рыб к гибели. Сам морской черт прекрасно замаскирован. На вершине головы у него находится как бы удочка с «наживкой», имитирующей своими размерами и движениями животное, вызывающее у мелких рыб пищевую реакцию. Когда они подплывают поближе и готовятся ее заглотить, морской черт раскрывает огромную пасть и хватает неосторожную жертву. Таким образом, у него сформировался релизер, адаптированный к восприятию видов, служащих ему добычей, которые, очевидно, не смогли приспособиться к такому обману.

Сходные примеры известны для некоторых орхидей, например из рода *Ophryj,* напоминающих своими цветками определенных насекомых. Самцы этих насекомых реагируют на такие цветки, как на самок, и посещают их не для сбора пищи, а с целью совокупления. Поскольку их брачное поведение представляет собой реакцию на форму и цвет и, насколько известно, больше ни на что, цветки без труда вводят их в заблуждение. Пытаясь спариться, насекомые их опыляют. Адаптация здесь опять же односторонняя.

Не исключено, что так называемые отклоняющие приспособления некоторых животных относятся к аналогичным односторонним релизерам. У некоторых рыб глаз – основная структура, выдающая местоположение головы, – замаскирован проходящей через него темной полосой. На противоположном конце тела находится хорошо заметное круглое темное пятно. Тропической рыбе четырехглазому щетинозубу *(Chaetodon capistratus)* свойственна любопытная привычка очень медленно плавать хвостом вперед; потревоженная хищником, она быстро ускользает в противоположном направлении. Возможно, что хищник, среагировав на движение «глазного» пятна, ухватит рыбу за хвост, но в этом случае ему трудно будет удержать добычу за мягкие плавниковые лучи. Котт упоминает и другие примеры таких отклоняющих приспособлений. Хотя я считаю, что в некоторых из приводимых им случаев глазное пятно около хвоста вполне может служить социальным релизером, используемым во внутривидовых отношениях, у меня нет оснований сомневаться в существовании отклоняющих защитных приспособлений. Было бы весьма интересно исследовать этот вопрос экспериментально.

Другая категория бросающейся в глаза окраски – так называемая предупреждающая. Ее функция, как и в случае цветков, – вызывать реакцию у животных других видов. Однако она их не привлекает, а, наоборот, отпугивает, стимулируя бегство или по крайней мере замешательство у хищников. Здесь перед нами снова односторонние отношения, поскольку отказ хищника от нападения не приносит ему особой пользы.

Выделяют два совершенно различных типа такой окраски. В одном случае она не оказывает на хищника никакого влияния, пока он не научится распознавать ее опасность. В другом его отпугивает внезапная демонстрация, и животное, использующее такой тип защиты, попросту «блефует», поскольку обычно оно совершенно безвредно и съедобно. Первый тип часто называют «настоящей предупреждающей окраской», а второй – «ложной».

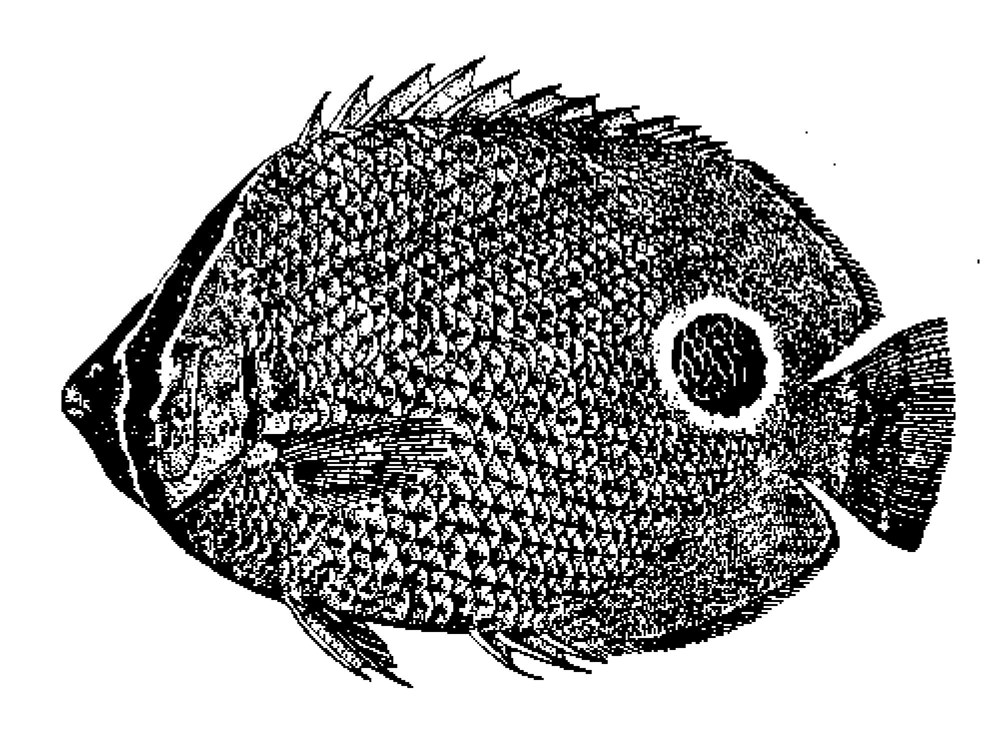


Рис. 61. ***Chaetodon capistratus*** **и его «глазное пятно».**

Прекрасные примеры ложной предупреждающей окраски известны среди бабочек. Например, у глазчатого бражника на задних крыльях находится ярко окрашенное пятно, напоминающее глаз позвоночного. Это насекомое ночное и днем отдыхает, сидя на стволах деревьев. При этом оно прекрасно замаскировано покровительственной окраской, а его задние крылья спрятаны под передними. Если до бабочки дотронуться, особенно чем-то острым типа птичьего клюва, она внезапно расправляет передние крылья, открывая задние, которыми медленно покачивает вперед-назад (вкладка 7). Эксперименты показывают, что эта демонстрация отпугивает птиц, сразу же оставляющих насекомое в покое. Однако, если узор с его задних крыльев счистить, демонстрация не производит на птиц ни малейшего впечатления, и несчастный бражник тут же съедается. По всему миру известно множество видов насекомых, которым свойственна такая внезапная демонстрация ярких цветов. Показано, что функция последних полностью зависит от такой внезапности: если предъявлять эти виды на подносе, так что их предупреждающая окраска будет хорошо заметна, они будут съедаться; по-видимому, большинство их, если не все, вполне пригодны в пищу.

Обзор различных вариантов предупреждающей окраски завел бы нас слишком далеко; кроме того, она обсуждается в ряде книг, посвященных специально этому вопросу. Стоит только отметить, что во многих случаях она напоминает глаза. Это, безусловно, не случайно; глаз не только хорошо заметен (настолько, что животные с покровительственной окраской выработали различные скрывающие его приспособления), но и эффективен в качестве стимула. По-видимому, у многих видов, особенно у птиц, пара глаз, смотрящая на них с близкого расстояния, легко вызывает испуг.

В то время как функции окраски цветков, а также покровительственной и настоящей предупреждающей внешности широко изучались экспериментально, опытному исследованию ложной предупреждающей окраски уделялось мало внимания. Почти все факты, обычно приводимые как доказательство ее существования, случайны и не слишком убедительны. Здесь перед нами опять же одна из наиболее интересных областей исследования.

Настоящая предупреждающая окраска действует различными способами. Она никогда не скрывается и демонстрируется непрерывно. Хороший пример – обыкновенные осы. Когда певчая птица типа горихвостки впервые в жизни сталкивается с осой, она ее ловит. Иногда (хотя и относительно редко) осе удается ужалить птицу, которая ее отпускает и различными

способами показывает, что укус для нее достаточно неприятен; например, она может грясти головой и вытирать свой клюв. В любом случае осами она больше не интересуется. Однако обычно насекомое не успевает ужалить птицу, поскольку та убивает его раньше. Тогда становится очевидным, что добыча невкусная: птица не доедает ее до конца, а если проглатывает, то ее часто после этого тошнит. Как показал Мостлер, большинство певчих птиц, попробовав один или два раза в жизни осу, научаются такую пищу избегать. То, что они распознают несъедобный вид по его окраске, легко видеть по их равнодушию не только к осам, но и к другим насекомым со сходным узором. Таким образом, этот тип окраски не вызывает у хищника врожденной реакции, но служит для выработки у него условного рефлекса на цвет как на признак несъедобности. То же самое можно сказать о черно-желтом узоре гусениц бабочки *Euchelia jacobaeae.* Виндеккер показал, что их также пробует съесть каждая неопытная птица. Гусеница неприятна на вкус в связи с некоторыми особенностями своей кожи и особенно – волосков. Чтобы продемонстрировать это, Виндеккер смешивал различные части этих гусениц с мучными червями. Если для смеси использовались внутренности, птицы от корма не отказывались. Однако, если в ней оказывалась кожа гусеницы, пернатые переставали есть мучных червей, только раз попробовав пищу, демонстрируя при этом все признаки отвращения. Этот же исследователь сумел побрить большое число гусениц и смешал их волоски с мучными червями. Такой добавки оказалось достаточно, чтобы птицы отказались от корма.

К этому типу окраски близка мимикрия. Мимикрирующие животные окрашены так же, как и несъедобные виды, которым они подражают, хотя сами вполне съедобны. В результате их избегают хищники, имевшие дело с непригодным в пищу «оригиналом». Эта гипотеза, сформулированная много лет назад Бейтсом, нашла наилучшее экспериментальное подтверждение в работах Мостлера. Мухи журчалки, имитирующие своим обликом ос, пчел или шмелей, всегда поедались неопытными птицами. Однако стоило этим птицам научиться избегать перепончатокрылых, служивших «образцом» для мух, как они оставляли имитаторов в покое. Но не раньше.

Известны также несъедобные виды, подражающие друг другу. Виндеккер показал, что птицы, научившиеся избегать гусениц *Euchelia jacobaeae,* без всякого научения отказываются от ос. В результате виды как бы перекладывают часть «платы», причитающейся с них за «воспитание» хищников, на плечи других, внешне похожих видов. Этот тип взаимной мимикрии называют мюллеровской. Работа Виндеккера, насколько мне известно, – первое экспериментальное доказательство ее существования.

Избегание запуска реакции

Теперь обратимся ко второй категории межвидовых зрительных адаптации, на этот, раз служащих для того, чтобы не привлекать постороннего внимания. Сюда относятся все типы маскировки. Маскирующиеся животные делают все от них зависящее, чтобы не вызвать каким-либо сигналом реакции хищника. У них выработались признаки, прямо противоположные зрительным релизерам. Внимательное их изучение дает дополнительное подтверждение выводам, сделанным при анализе таких релизеров, относительно природы сигналов, на которые животные реагируют легче всего. Релизеры обычно становятся заметнее во время движения – маскирующиеся животные избегают его насколько это возможно. Релизеры контрастируют по цвету и форме с окружающим фоном – маскирующиеся виды приобретают его окраску. Релизеры просты по очертаниям – маскировка связана с ломаными контурами и замысловатыми, сливающимися с фоновыми узорами. Наиболее специализированный тип предупреждающей окраски – «глазные» пятна, а маскирующиеся формы прячут свои глаза. Я опять же воздержусь от описания многих примеров, сославшись на книгу Котта об адаптивной окраске.

Достаточно убедительные экспериментальные данные показывают, что такой покровительственный облик делает своего владельца менее заметным не только для

человеческих глаз, но и для его естественных врагов. Наиболее показательная серия опытов в этом смысле проведена Самнером с гамбузией *(Gumbusid),* рыбкой, способной медленно изменять свою окраску, приближая ее к фоновой. Он предъявлял в крупных аквариумах рыб, уже адаптировавшихся по цвету к своему окружению и не успевших этого сделать, различным типам хищников: цаплям (высматривают жертв сверху), пингвинам (охотятся под водой) и рыбам. Во всех случаях более заметные гамбузии вылавливались ими в гораздо большем числе, чем замаскировавшиеся. Дайс, предлагая мышей различного цвета (у некоторых он приближался к фону лучше, чем у других) совам, обнаружил, что эти птицы нападают прежде всего на хуже замаскированных грызунов. В этих и многих других экспериментах подобного рода использовалось общее сходство окраски животного и фона. Много исследований еще предстоит провести с другими особенностями маскировки – прерывистостью очертаний, скрыванием глаз, «негативным» узором и т. п.

Как бы краток ни был этот обзор, его достаточно, чтобы показать возможность применения релизеров не только при социальном взаимодействии, т.е. при установлении сотрудничества между особями одного и того же вида, но и в качестве основы межвидовых взаимоотношений. И здесь они служат для запуска у другой особи поведения, полезного для индивида, подающего сигнал. Основные свойства релизеров – их броскость и простота – проявляются как на внутривидовом, так и на межвидовом уровнях. Однако видовая специфичность воздействия характерна только для внутривидовых релизеров; в случае различных типов предупреждающей окраски в этом, по-видимому, нет никакой необходимости.

Глава 7. Уровни социальной организации

Дифференцировка и интеграция

Отношения между животным и его потомком сначала в принципе такие же, как между особью и одним из ее органов. Рассмотрим это на примере птиц. В исходном состоянии птенец представляет собой всего лишь яйцеклетку в теле матери, а точнее – в одном из ее органов – яичнике. Как только яйцеклетка оплодотворена, она начинает дробиться, а образующийся зачаток – дифференцироваться. С помощью различных сложных механизмов материнский организм обеспечивает его пищей и защитными структурами, пока яйцеклетка не превратится в более или менее изолированное яйцо. Покидая тело матери, оно становится гораздо меньше зависимым от него, чем раньше: питание и кислород родитель больше не обеспечивает. Однако яйцо не вполне самостоятельно: птица должна его высидеть. Дифференцировка продолжается; одни группы клеток образуют кожу, другие – кишку, третьи – мозг и т. д.

Когда из яйца вылупляется птенец, отношения потомка и родителя резко изменяются. Правда, тепло взрослого тела еще необходимо, по крайней мере на первых порах, однако яйца больше не перемещаются пассивно, и с потомством устанавливаются совершенно новые связи, включающие выкармливание и удаление фекалий. Затем птенец начинает реагировать на призывные и предупреждающие крики. Хотя эти новые взаимоотношения не менее реальны и жизненно важны, чем прежние, обнаружить их часто сложнее. С небольшими изменениями они сохраняются до тех пор, пока молодая птица не приобретет полную независимость от родителей. У некоторых видов это сопровождается потерей интереса взрослых особей к потомству или наоборот, а обычно – «охлаждением» одновременно и с той и с другой стороны. Часто родители берут на себя инициативу, прогоняя потомков прочь; это бывает заметно, когда они начинают новый цикл размножения. В других случаях отношения между родителями и потомством постепенно меняются до уровня, свойственного не связанным родством членам группы; семья становится стаей.

Таким образом, развитие сообщества подобного типа начинается взаимоотношениями индивида с одним из своих органов и постепенно изменяется до взаимодействия особей. При этом характерно возрастание независимости органа и его усиливающаяся дифференцировка. Сообщество возникает из одной особи путем развития ее органов. Дифференцировка иногда приводит к крайне сложным сообществам типа «государств» общественных насекомых. Рассмотрим несколько примеров, начав с довольно простых взаимоотношений между матерью и потомством, а затем обратившись к более сложным случаям.

Большинство сообществ насекомых берет начало от оплодотворенной самки. Многие виды, отложив яйца, оставляют их навсегда, и организация такого «сообщества» не выходит за рамки связи особи и ее органа. Однако многие пчелы и осы после откладки продолжают заботиться о яйцах, а затем – о вылупившихся из них личинках. Например, некоторые одиночные осы типа *Ammophila adriaansei* (рис. 62) не только, как и большинство роющих ос, обеспечивают личинок пищей в виде парализованной добычи, но и пополняют запас их еды, когда он подходит к концу. Когда личинки начинают прясть кокон, мать их оставляет и умирает задолго до того, как кто-либо из ее потомков выйдет из куколки.

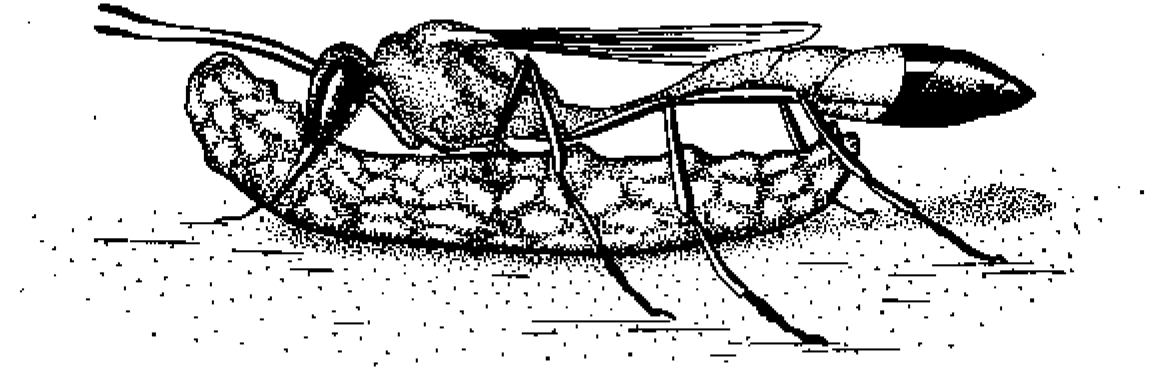


Рис. 62. Роющая оса *Ammephila adriaansei* с добычей.

Среди одиночных пчел известен ряд видов, достигших более высокого, чем у роющих ос, уровня социальной организации. Например, галикт *Halictus quadricinctus* не только обеспечивает яйца запасом меда и пыльцы, но и остается в норе, пока из них не вылупятся личинки, т.е. ассоциирует с потомством. То в свою очередь не покидает родительскую нору, а расширяет ее, откладывает внутри собственные яйца и заботится о следующем поколении. Каждая особь приносит пищу как собственным личинкам, так и чужому живущему в этой же норе расплоду. Однако последнее поколение, появляющееся весной, таких социальных тенденций лишено; эти галикты покидают гнездо и разлетаются. Они зимуют поодиночке, а выжившие создают весной новую «семью».

Шмели сделали следующий очень важный шаг на пути развития социальной организации. Их сообщество также основывает самка, так называемая «матка». Ее связь с потомством достаточно тесная: время от времени она открывает ячейки, в которых растут личинки, и пополняет запас их пищи. Все первые личинки развиваются в самок, однако их яичник недоразвит, и они стерильны; это так называемые «рабочие» особи. Теперь матка становится как бы откладывающей яйца машиной, а рабочие выполняют прочие обязанности – строят новые ячейки, вылетают из гнезда собирать пищу, кормят матку и ее потомство. Таким образом, в сообществе шмелей существует разделение труда между составляющими его особями. В конце лета из яиц развиваются нормальные самки и самцы. Они спариваются, и осенью крупная семья распадается. Все особи, кроме оплодотворенных молодых самок, умирают. Эти будущие матки зимуют иногда поодиночке, иногда группами в старых гнездах, а весной каждая из них начинает долгий поиск свободной норы, в которой можно будет основать новое сообщество.

Общественные пчелы, среди которых лучше всего известна медоносная, идут еще дальше. Во-первых, разделение труда у них достигает своей кульминации. Как и у шмелей,

здесь есть матка, стерильные самки (рабочие) и самцы. Рабочие выполняют в сообществе разнообразные обязанности. Некоторые из них собирают нектар, другие – пыльцу. Третьи только строят соты, а четвертые специализируются на заботе о расплоде. Это разделение труда зависит от возраста: каждая рабочая пчела последовательно меняет «профессии». Вскоре после выхода из куколки она начинает чистить ячейки, из которых недавно появились рабочие особи. Только после того, как ячейка вычищена, матка откладывает в нее новое яйцо. Рабочая особь выполняет эту обязанность в течение примерно трех дней, после чего начинает кормить личинок, причем сначала – самых старших по возрасту. Для этого она берет мед и пыльцу из пополняемых другими запасов. Еще через три дня она переходит к кормлению более молодых личинок, которые получают другую пищу. Кроме меда и пыльцы, им положено так называемое «молочко» – легко перевариваемое вещество, секретируемое специальными железами в голове рабочей особи. В этом возрасте рабочие пчелы впервые вылетают из улья. Они совершают короткие разведочные полеты, еще не сопровождающиеся сбором нектара и пыльцы. В десятидневном возрасте рабочая пчела очередной раз меняет профессию. Расплод ее больше не интересует, и она переключается на различные «хозяйственные» заботы типа приемки пищи от прилетающих пчел-сборщиц, заполнения медом сотов или кормления им других пчел; она плотно утрамбовывает приносимую пыльцу и запечатывает ее в пыльцевых ячейках, строит новые ячейки, используя воск, секретируемый восковыми железами, и выносит из улья мертвых пчел и мусор. На двадцатый день рабочая пчела становится сторожем; она несет службу у входа в улей, осматривая каждую прилетающую пчелу. Одновременно дежурят от двадцати до тридцати таких сторожей, которые атакуют и отгоняют любого непрошеного гостя. Однако эта работа продолжается недолго; вскоре они переквалифицируются в сборщиц, вылетающих на поиски нектара и пыльцы. В этом качестве рабочие пчелы и умирают. Среди сборщиц наблюдается дальнейшее разделение труда: некоторые из них являются «разведчиками», отыскивающими новые кормовые растения, когда ресурсы используемых в данный момент видов начинают исчерпываться; своими «танцами» они сообщают о характере найденного источника пищи, направлении и расстоянии до него.

Сообщество медоносной пчелы отличается от шмелиного и тем, что осенью не распадается. В отсутствие нарушений оно продолжает существовать год за годом. Таким образом, его жизнь гораздо дольше, чем жизнь каждого составляющего его индивида, и поэтому такие системы называют «государствами». Новое государство основывает не одиночная матка, а «рой», включающий, кроме нее, рабочих особей всех классов. Исходное государство с одной маткой во главе разделяется непосредственно перед выходом из куколки новой матки. Старая матка с роем улетают искать новое место для поселения. В течение сезона улей могут покинуть несколько роев, во главе каждого из которых стоит очередная оплодотворенная самка. Таким образом, новые государства возникают в ходе процесса, напоминающего клеточное деление. В обоих случаях дочерние образования, достигнув самостоятельности, продолжают расти за счет своих собственных сил.

У муравьев, все виды которых общественные, новая колония может быть основана несколькими способами. У многих видов оплодотворенные самки, выбрав место, начинают откладывать яйца, из которых вылупляются рабочие особи новой колонии. В других случаях матки не могут жить самостоятельно и им изначально должны помогать рабочие особи. У некоторых из таких видов матка покидает гнездо, сопровождаемая множеством других муравьев, у других она проникает в уже существующее гнездо своего собственного вида и изгоняет оттуда прежнюю матку. Матки некоторых муравьев иногда заходят в гнездо другого вида, убивают всех взрослых муравьев и «усыновляют» расплод; таким путем возникает любопытный феномен «рабовладения». У других видов в одном гнезде могут находиться несколько маток; время от времени одна из них покидает его с группой рабочих особей, чтобы основать новую колонию.

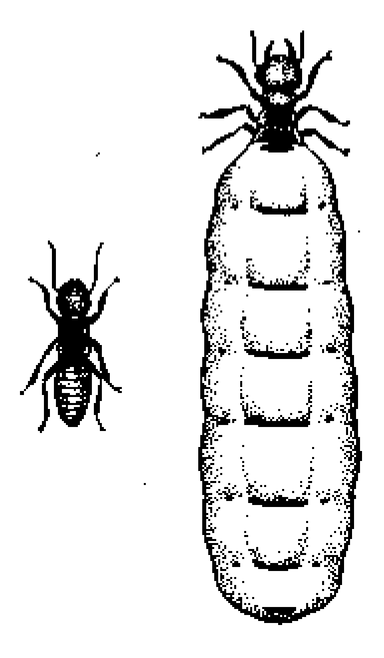


Рис. 63. «Царица» *(справа)* и «царь» термитов.

Сообщества термитов, хотя по многим признакам удивительно конвергируют с муравьиными, образуются не из материнской семьи, а из потомства одной пары. Самцы и самки играют при этом одинаково важную роль: это – «царская чета» (рис. 63). Среди рабочих особей равное число самцов и самок, хотя и те и другие стерильны. Время от времени из куколок выходят крылатые плодовитые самцы и самки, которые покидают термитник в виде огромного «роя». После роения они теряют крылья, на земле образуются пары, причем самки привлекают самцов с помощью специальных пахучих желез. Однако термиты в составе пары еще не достигли половой зрелости; они не совокупляются, а сначала роют ямку, зачаток будущей норы, в которой будет жить их потомство. Спустя некоторое время партнеры спариваются, и начинается откладка яиц. Личинки термитов не такие беззащитные, как у пчел и муравьев, и участвуют во многих видах деятельности колонии. Они постепенно развиваются в рабочих особей, разделяясь на несколько «каст».

Недавно описан иной способ основания новой колонии, который напоминает один из упомянутых выше муравьиных. Грассе и Нуаро наблюдали, как из термитника выходят плотные колонны насекомых, основывающие на некотором расстоянии от него новое гнездо, причем только одна из них включает царскую чету. В колоннах представлены все касты, включая и крылатых особей. Там, где нет царской четы, путем «неотении» развиваются ее «репродуктивные заместители», т.е. личинки, досрочно достигающие половой зрелости. Грассе назвал этот способ распада колонии на равноценные дочерние группы «социотомией».

Помимо социотомии, которая, строго говоря, не является способом образования нового сообщества, все рассмотренные выше случаи соответствуют его формированию путем усложнения отношений мать-яйцо (только у термитов определенную роль играет и отец). Это можно назвать «ростом» или «дифференцировкой».

Однако не все типы социальной организации возникают подобным образом. Многие сообщества формируются независимыми индивидами, объединяющимися между собой, т.е. теряющими свою независимость.

Это происходит, например, при образовании пары самцом и самкой или при агрегации скворцов в стаю. Устанавливаются связи, которые ранее не существовали. Такой тип развития сообщества можно назвать «строительством» или «интеграцией». Два процесса – дифференцировка и интеграция – имеют противоположную направленность. В первом случае полная зависимость одного из партнеров развивается до состояния взаимовыгодного сотрудничества; во втором – такое сотрудничество приходит на смену полной

независимости.

Установление социальных связей

Как возникает сотрудничество в сообществах двух рассмотренных типов? Как устанавливаются социальные отношения? Выше уже говорилось, что это обеспечивается системой врожденных действий одной особи и (обычно врожденными) реакциями на ее поведение другой. Удовлетворительное функционирование таких поведенческих элементов, как правило, основано на «предварительной подготовке». У птиц возникает тенденция насиживать яйца еще до того, как они отложены. Готовность выкармливать птенцов налицо до их вылупления. Такие тенденции в норме остаются подавленными до тех пор, пока не появляются вызывающие соответствующие реакции внешние объекты со своими релизерами. В ненормальных условиях (а иногда и в нормальных) реакции возникают и без адекватных пусковых объектов. Например, многие птицы начинают сидеть в гнезде еще до откладки яиц. Значит, в них созревает не простая готовность реагировать на яйца, а мощное побуждение, которое может проявиться в поведении и в отсутствии яиц. Всем известно аналогичное состояние женщин: будучи бездетными, они часто подыскивают объект, позволяющий им удовлетворить материнский инстинкт, – приемного ребенка или домашнее животное. У многих бездетных женщин развивается любопытное двойственное отношение к собственному супругу, который начинает играть для них роль и партнера, и сына.

При интеграционном типе основания сообщества социальное сотрудничество устанавливается аналогичным образом. Способность воздействовать и реагировать на другую особь обычно формируется заранее. Ни бабочка сатир, ни колюшка не нуждаются в научении, чтобы различать своего социального или полового партнера или реагировать на него.

Дальнейшее развитие

Установлением связей между двумя или более индивидами развитие социальных отношений завершается не всегда. В них могут произойти дальнейшие изменения, которые будут рассмотрены ниже.

В некоторых случаях заметно постепенное усиление или ослабление социальной активности. Такой вариант изучался на примере родительского поведения самца колюшки. Один из его компонентов – «обмахивание», т.е. особое движение плавников, направляющее в гнездо поток воды, несущий икринкам кислород и удаляющий углекислый газ. Когда икра только начинает развитие, самец тратит на такую вентиляцию лишь небольшую часть своего времени. Позднее икринкам требуется больше кислорода и они, естественно, выделяют больше углекислого газа. Самец реагирует на это, постепенно увеличивая затрачиваемое на обмахивание время. Возрастание его активности частично обусловлено усилением поступающих от икры стимулов: если заменить в гнезде трехдневные икринки восьмидневными, обмахивание их самцом резко активируется. Однако нормальное его усиление по мере развития икры частично зависит и от внутренних происходящих с самцом изменений: заменяя его икринки на разных стадиях развития «свежими», всегда можно наблюдать некоторое ослабление обмахивания, которое, однако, никогда не становится таким же непродолжительным, как в первый день. Чем позже произошла подмена, тем интенсивнее он вентилирует новые икринки.

Аналогичным образом тенденция к насиживанию яиц у сидящей на гнезде птицы постепенно усиливается. Это происходит и тогда, когда кладка погибает или изначально нежизнеспособна.

Постепенные изменения более сложного типа наблюдались при образовании пар у птиц и рыб. Этот процесс хорошо описан для серой цапли. Зимой птицы живут поодиночке и возвращаются на гнездовые участки весной. Самцы прибывают первыми и занимают гнезда,

оставшиеся с прошлого года, или территорию, на которой собираются строить новые. Здесь каждый из них «поет», т.е. издает резкий односложный крик, не особенно приятный для человеческого уха, но привлекающий самку. Прилетев, она садится на ветку около выбранного ею самца. Тот сразу же начинает ухаживание, но, когда самка реагирует на это приближением, отгоняет ее, причем между ними может произойти стычка или даже яростная драка. Когда самка улетает, самец снова издает свой неистовый призыв, и она иногда возвращается к нему. Это опять может вызвать враждебную реакцию, но постепенно агрессивность утихает, птицы «претерпеваются» друг к другу и в конечном итоге спариваются. Очевидно, что самец, а возможно, и самка реагируют на партнера двойственно: половым влечением, сводящим их вместе для спаривания, и агрессивностью, которая, не исключено, смешана со страхом или тенденцией к бегству. Постепенно половой инстинкт перевешивает враждебность. Возможно, это изменение в относительной силе различных побуждений отчасти обусловлено процессом научения, в ходе которого птицы привыкают друг к другу. Частично же оно зависит от возрастания полового влечения под влиянием повторяющейся и продолжительной сексуальной стимуляции партнером. Это проявляется в том, что у пар, формирующихся в сезон размножения позже других, стычки редкие или короткие. У самцов, ожидавших партнершу две недели, сексуальная мотивация к моменту появления самки так сильна, что они могут «признать» ее почти сразу.

У трехиглой колюшки, спаривающейся, как уже говорилось, только для оплодотворения икринок без установления каких-либо индивидуальных привязанностей между партнерами, переход от первоначально враждебного к чисто половому поведению полностью зависит от относительной силы обеих этих тенденций. Первая реакция самца на приближающуюся самку – зигзагообразный танец – выражает оба побуждения. Каждая «фигура» начинается с удаления от самки. Это – начало чисто половой реакции: движения к гнезду, где у самца появится возможность оплодотворить икринки. Доказательство основано на следующих фактах: во-первых, такие «зиги» могут в определенных условиях развиваться в полное «ведение», т.е. в проплывание самцом всего пути до гнезда; во-вторых, они наиболее выражены, когда половое побуждение достигает максимума. «Заги», т.е. движения к самке, в крайних случаях развиваются в настоящее нападение. Это происходит, когда агрессивная тенденция исключительно сильна. Реакция самки на зигзагообразный танец самца сильно стимулирует его половой инстинкт. Когда самка поворачивается к нему, он сразу же прекращает свои зигзаги и плывет к гнезду. Вся цепочка следующих за этим действий – движение к гнезду, указывание входа в него, «тормошение» самки и оплодотворение икринок – направляется в основном половым побуждением. Таким образом, смешанное поведение самца, его зигзагообразный танец, сменяется чисто половым лишь потому, что самка, реагируя на зигзаги, дает новый стимул, который нарушает первоначальное равновесие и переключает самца на чисто половое поведение.

После того как самка выметала икру, а самец ее оплодотворил, его поведение сразу же меняется на враждебное: он прогоняет самку. Это обусловлено двумя причинами: во-первых, половой инстинкт самца после эякуляции резко ослабевает и больше не может конкурировать с агрессивностью, остающейся такой же сильной, как и прежде; во-вторых, у самки, отметавшей икру, брюхо уже не вздутое, поэтому она не способна обеспечить релизеры, вызывающие половую реакцию самца. Теперь от нее исходят только стимулы, запускающие атаку.

Многие изменения в социальной структуре обусловлены научением. Часто оно придает связям между особями высокую специфичность. Индивид, сначала реагировавший на стимулы, поступающие от любого другого сородича, затем ограничивается только ответом на стимулы, поступающие от определенной особи. Обычно это результат выработки условного рефлекса, т.е. относительно простого типа научения. У родителей серебристых чаек вырабатывается такой рефлекс на собственное потомство в течение нескольких дней, после чего их родительская забота ограничивается только этими птенцами, а к другим они становятся безразличными или даже враждебными. Как описано в гл. 1–3, «личные»

отношения сейчас известны у многих птиц и, по имеющимся данным, играют еще более важную роль у многих млекопитающих. Очевидно, что они не могут установиться, если животные просто реагируют на знаковые стимулы, характерные для своего вида: выработка условного рефлекса заставляет их реагировать на гораздо большее число сигналов, позволяющих различать конкретных индивидов. Такая способность к идентификации часто удивительно развита; например, многие птицы узнают своих половых партнеров, птенцов или других членов сообщества с первого взгляда, тогда как даже самый внимательный наблюдатель на это не способен или в лучшем случае распознает конкретных птиц с большим трудом. Ошибки человека отчасти обусловлены отсутствием тренировки; долго изучая группу, скажем, овец или гусей, можно научиться идентифицировать каждую особь. Однако я никогда не встречал человека, который бы делал это лучше, чем сами животные. Возможно, каждому виду лучше всего удается различать своих собственных сородичей. Однако не исключено, что четкость реакций на определенных индивидов свидетельствует об очень тонкой природе используемых для этого сигналов, резко отличающихся от знаковых стимулов, на которые у животного существуют врожденные реакции.

Ряд разрозненных приводимых в литературе наблюдений позволяет составить некоторое представление о таких сигналах. Известно, например, что крачки и чайки распознают своих партнеров и по виду, и по голосу. Различение по голосу легко наблюдать в гнездовых колониях этих видов. Насиживающая яйца птица время от времени впадает в дремоту. Интересно наблюдать за такой особью из укрытия. Например, в колонии обыкновенной крачки *(Sterna hirundo)* многие птицы постоянно летают взад-вперед. Оба родителя сидят на яйцах по очереди, примерно по часу каждый. Большую часть этого времени насиживающая особь может оставаться одна, не обращая ни малейшего внимания на крики пролетающих мимо сородичей. Однако она немедленно реагирует на прибытие партнера, причем, поскольку ее глаза закрыты, сигналом служит только его крик. Нетрудно наблюдать такую мгновенную реакцию на голос партнера по нескольку раз на дню. Часто она удивительно острая: крик партнера может быть слабым, отдаленным или едва различимым среди шума, создаваемого множеством других птиц, – спящая птица тут же просыпается.

Однако птица может выделять своего партнера среди многих чужаков, и когда он молчит. В случае серебристой чайки (этот вид я наблюдал более интенсивно, чем обыкновенную крачку) можно говорить о распознавании партнера на расстоянии порядка 20 м, когда его голос явно для этого не используется. Вероятно, такое зрительное различение основано на «выражении лица», зависящем, как и у человека, от формы головы. Люди легко замечают разницу в выражении лица у животных, а интересное наблюдение Хайнрота показывает, что птицы иногда не узнают своих партнеров, если не видят их лиц; однажды он наблюдал, как в Берлинском зоопарке лебедь напал на свою самку, когда та опустила голову в воду, но тут же прекратил атаку, стоило ей вынырнуть. О сходных случаях у серых гусей сообщает Лоренц.

Экспериментально изучать этот вопрос трудно, возможно, потому, что животные реагируют сразу на множество деталей и изменение некоторых из них, хотя и будет замечено, оставит тем не менее достаточно информации для распознавания особи. Однажды мы вымазали птенцов серебристой чайки сажей, чтобы ввести их родителей в заблуждение. Те выглядели испуганными, но тем не менее признали потомство, возможно, по голосу. То же самое наблюдалось, когда мы изменяли на голове птенцов узор из темных пятен. Впрочем, эта работа осталась на стадии нескольких предварительных опытов и, несмотря на то, что отнимает много времени, заслуживает продолжения.

Следует упомянуть, что у некоторых пингвинов сложился иной тип взаимоотношений родителей с потомством. Птенцы пингвина Адели и других видов объединяются в крупные стаи и, как считается, выкармливаются взрослыми птицами без разделения на своих и чужих. Такую систему «яслей» (вкладка 5, внизу) некоторые авторы рассматривают как приспособление к низким температурам, поскольку скученность особей снижает потери

тепла. Есть сообщения об аналогичной ясельной системе у пестроносой крачки. Мой собственный опыт наводит на мысль, что, несмотря на агрегацию множества птенцов в стаю, каждый из них обычно выкармливается собственными родителями, распознающими свое потомство.

Отношения между особями могут стать еще более специфичными в результате процесса, который, по-видимому, не имеет ничего общего с выработкой условного рефлекса. Хайнрот сообщает о таком интересном эксперименте. Он вывел в инкубаторе нескольких гусят, а затем подбросил их гусиной паре, у которой только что вылупилось собственное потомство. К его удивлению, инкубаторские птенцы не присоединялись к другим птицам, а бежали к нему всякий раз, когда он пытался оставить их в гусином семействе. Очевидно, они считали его «матерью-гусыней», а свой собственный вид вообще не признавали. Однако этого не наблюдалось, если гусята не видели его перед тем, как их перенесли к другим гусям. Позже Лоренц получил такие же результаты как с гусями, так и с утками разных видов. По-видимому, их птенцы научаются различать сородичей крайне быстро, в случае гусей – всего за несколько секунд. Такое любопытное явление было названо «импринтингом», т.е. «запечатлением». Его характерные черты – быстрота процесса и, по утверждению Лоренца, его необратимость. Если первым, с кем столкнулся гусенок, был человек, птица уже не будет ассоциировать себя с гусями, как бы долго ее ни заставляли жить среди них. Однако данные по этому вопросу еще противоречивы, и он требует дальнейшего изучения.

Разумеется, речь не о том, что гусенок вылупляется без малейшего «понятия» о том, как выглядят его социальные партнеры, или, другими словами, вообще неспособным к врожденным реакциям на стимулы, исходящие от собственных родителей. Поскольку он привязывается к людям или другим видам животных, а не к растениям или неодушевленным предметам (исключение – птенец голубого гуся на Новой Земле, у которого, по-видимому, произошло «запечатление» своей гнездовой коробки), эти замещающие родителей объекты должны обеспечивать какие-то стимулы, на которые он реагирует. Один из них – движение; мы с Лоренцем продемонстрировали это в опытах с инкубаторским птенцом египетского гуся, поместив его в закрытой коробке в пустую комнату. Пока мы неподвижно сидели по углам, выпущенный гусенок не шел ни к одному из нас, а беспомощно стоял посреди помещения, издавая отчаянные крики. Когда через комнату была пущена подушка, он побежал за ней, но бросил преследование, как только она вновь застыла без движения. Фабрициус провел более широкомасштабные эксперименты такого типа с только что вылупившимися птенцами хохлатой чернети и других видов утиных. Он обнаружил, что родительские стимулы заключаются в движении и криках. Однако важно не просто движение как таковое, а согласованные перемещения тела и его частей, т.е. конечностей. Движение настолько важно, что утята с готовностью следуют за машущей рукой, но не обращают ни малейшего внимания на чучело взрослой особи своего вида. Восприимчивый период, в течение которого возможен импринтинг, длится примерно 36 ч после вылупления, однако даже птенцы, увидевшие приемных родителей всего после 18 ч изоляции, не способны полностью, «запечатлеть» их.

Сходный процесс был обнаружен Ноблом у цихловых рыб. У вида *Hemichromis bimaculatus* происходит запечатление потомства родителями. Как описано в гл. 3, ему удалось вызвать у неопытной пары рыб импринтинг на мальков другого вида, подменив икру; после такого эксперимента эта пара была уже не способна к нормальному размножению, поскольку не воспринимала свое собственное потомство.

Импринтинг не ведет к индивидуальному распознаванию, которое у гусят и утят развивается позже и гораздо медленнее. У цихловых родители вообще не различают отдельных мальков; учитывая, что одновременно их может быть несколько сотен, ожидать этого, естественно, нелогично.

Безусловно, импринтинг заслуживает дальнейшего детального изучения; интересно не только выяснить, на какие стимулы реагируют птенцы сразу же после вылупления, но и какое реальное влияние оказывает на животное этот феномен, почему во многих случаях его

нельзя «стереть» или изменить.

Дальнейшее изучение поведения гусей, «запечатлевших» человека, демонстрирует любопытное переплетение приобретенных и врожденных реакций. Гусята, следующие за экспериментатором, держатся дальше от него, чем дикие птенцы от своих родителей. Это зависит от угловых размеров запечатленного объекта. Они стараются находиться на расстоянии, при котором угол, под которым виден человек и гусь, одинаков, а поскольку человек гораздо крупнее, он должен быть дальше. Когда экспериментатор плывет, часть его тела, выступающая над водой, находится гораздо ниже гуся, поэтому последний держится очень близко. Если погружать голову все ниже и ниже, птица будет постепенно приближаться, пока в конечном итоге не вскарабкается человеку на темя.

Гусята Лоренца сохраняли привязанность к нему даже после того, как начали летать. Ученый не мог присоединиться к ним в воздухе, и они время от времени совершали облеты окружающей территории, частично удовлетворяясь присутствием собратьев. Однако, садясь на землю, изо всех сил бежали к Лоренцу. Случайно он обнаружил, что они приземляются дальше от него, чем дикие гуси от своих родителей. Однажды, когда Лоренц ехал по дороге на велосипеде, стараясь не отстать от летящих птиц, он, засмотревшись на них, упал в придорожную траву. Гуси немедленно опустились рядом на землю. После этого ему всегда удавалось индуцировать их приземление быстрым бегом и падением с раскинутыми в стороны руками, т.е. имитацией движений садящейся на землю птицы. Реакция гусей на это движение, по-видимому, врожденная; они ожидали этого релизера и от приемного родителя, на которого произошел импринтинг.

Еще одна интересная проблема – процесс выработки условного рефлекса на родителей или более специализированная форма их запечатления. Если выкормить из рук галчонка, он привязывается к человеку, играющему роль приемного отца, все время держится рядом и выпрашивает у него пищу. Когда такая ручная галка начинает летать, человеческая компания ее больше не удовлетворяет, и она присоединяется к птицам во всех их действиях, связанных с полетом. Ее социальными партнерами становятся оказавшиеся рядом дикие галки или вороны. Однако по достижении половой зрелости обнаруживается, что, несмотря на долгое пребывание вместе с птицами, первоначальное воспитание оставило свои следы: ухаживание направляется на людей. Когда позже просыпается родительский инстинкт, птица снова стремится к галчатам, а не к человеческим детям. Таким образом, объект ее внимания зависит от конкретного инстинкта. Одна из таких галок, знаменитый среди орнитологов Джок, принадлежавший профессору Лоренцу, относился к приемному отцу как к родителю, к серым воронам как к пищевым компаньонам, к девочке как к половому партнеру и к галчонку как к собственному птенцу.

Такие любопытные отношения, развивающиеся в ненормальных условиях, проливают некоторый свет на процессы, обеспечивающие социальную организацию. Они показывают, что животное видит свое окружение, в частности находящихся рядом особей собственного вида, совершенно особым образом. Оно не научается различать, как можно было бы предположить, конкретный облик своих сородичей, чтобы в дальнейшем связывать с ними всю свою социальную деятельность, а реагирует на различные стимулы теми или иными формами поведения. Поскольку все такие стимулы фактически исходят от каждого представителя данного вида, калейдоскопическая природа этого набора реакций не очевидна и проявляется только в ненормальных условиях.

Выводы

Хотя, как видит читатель, наши знания о развитии социальных структур у животных еще фрагментарны, даже то немногое, что известно, ясно свидетельствует об одном: функционирование многих сообществ зависит от удивительно немногих и простых отношений. Дифференцируется ли сообщество из системы тело-орган или образуется независимыми индивидами, объединяющимися в организованное целое, сотрудничество

между особями, основанное на системе релизеров, начинается, как только в нем возникает необходимость или даже раньше. Способность реагировать на стимулы развивается заранее. После начала взаимодействий могут произойти различные изменения, обусловленные непостоянной интенсивностью лежащих в их основе побуждений или процессами научения. Среди последних импринтинг приводит к распознаванию своего собственного вида, а другие механизмы приводят к выработке условного рефлекса на индивидуальных партнеров.

Регуляция

При изучении путей организации сообщества часто бросается в глаза множество параллелей, которые можно провести между мим и отдельным индивидом. Оба образованы составными частями, индивид – органами, сообщество – индивидами. В обоих случаях существует разделение труда между этими частями, которые взаимодействуют в интересах целого, а в результате – и самих себя. Компоненты целого подают и принимают сигналы. Таким образом, они частично утрачивают и свою «самостоятельность», и способность вести изолированную жизнь. Потеря самостоятельности может заходить так далеко, что части отдают свою жизнь в интересах целого. Так, у индивида идет постоянная смена клеток кожи, хвост ящерицы остается хищнику, чтобы спаслось все животное, сохраняющее возможность жить и размножаться. Мать-утка, защищая своих утят, может погибнуть. Польза, которую приносит целое своим частям очевидна в случае индивида: изолированная мышца долго существовать не может. Не способны к этому и отдельные рабочие особи медоносных пчел или изолированные полипы колонии сифонофоры. Даже если особь может жить самостоятельно, она, как показано в гл. 3, утрачивает множество преимуществ, даваемых жизнью в стае. Невозможность существовать вне целого заметнее в случае органов индивида (отсюда и его название, означающее по-латыни «неделимый»), чем в сообществе, однако разница здесь чисто количественная. Некоторые индивиды нетрудно разделить на части без особого вреда для организма; например, о ленточных червях, планариях и актиниях нельзя сказать, что они «неделимы».

Сопоставление индивида и сообщества, приводящее к мысли о последнем как о «сверхорганизме», весьма полезно для социобиолога. Естественно, оно не должно заходить слишком далеко; организм и сообщество нельзя приравнивать друг к другу. Однако сравнение помогает понять, что в обоих случаях речь идет о своего рода «работающем предприятии», а значит, о проблемах организации и взаимодействия. Главное различие между индивидом и сообществом заключается в уровне интеграции; в последнем случае он выше.

До сих пор мы рассматривали нормальное функционирование сообщества. Что происходит в случае каких-либо отклонений от нормы? Хорошо известно, что индивид иногда может адаптироваться к ненормальным условиям. Он способен не только противостоять многочисленным ежедневно воздействующим на него разрушительным факторам, но и приспосабливаться к определенным неожиданностям. Это обеспечивается так называемой регуляцией. Если часть тела повреждена, рана, если она не слишком обширна, заживает. Когда это невозможно, функции поврежденного органа иногда берет на себя другая часть тела. Разнообразные примеры этой удивительной способности приводит Расселл. Такая регуляция в каком-то смысле представляет собой лишь расширение диапазона нормальной деятельности.

При регенерации части тела после повреждения главную роль играют группы клеток, возвращающиеся в результате своего рода регресса к состоянию, близкому к эмбриональному; их цикл развития начинается заново. Когда функции утраченной части тела берет на себя другая его часть, происходит нечто иное: она расширяет рамки своей нормальной активности, реализуя потенциал, который никогда не был бы реализован в нормальных условиях.

Аналогичная регуляция происходит и в сообществе. Составляющие его индивиды

также могут регрессировать, чтобы начать новый цикл развития. В других случаях ненормальные условия могут заставить животных совершать действия, которые в иных обстоятельствах им несвойственны; например, они способны взять на себя функции других индивидов. Для этого существует ряд резервных механизмов, вступающих в действие только при нарушении нормального хода вещей.

Когда птицы теряют свою кладку, они часто снова приступают к размножению. Вместо того чтобы продолжать развитие, как будто ничего не случилось, т.е. переходить от насиживания яиц к заботе о потомстве, они существенным образом изменяют свое состояние. Их семенники и яичники снова начинают вырабатывать половые клетки, вновь начинается ухаживание, происходит спаривание, строится гнездо, и откладываются яйца. Регуляторные способности такого типа не у всех животных одинаковы, но у большинства, если не у всех, птиц они присутствуют.

Наиболее поразительный пример такой «регенерации» наблюдал Реш у медоносной пчелы. Как отмечалось в гл. 6, между различными возрастными группами в пчелином сообществе существует жесткое разделение труда. Если искусственно удалить одну из возрастных групп, другие берут на себя ее обязанности и таким образом спасают сверхорганизм. Например, если убрать из улья всех сборщиц пыльцы и нектара, т.е. обычно особей возрастом более 20 дней, молодые пчелы, едва достигшие шестидневного возраста и обычно занимающиеся кормлением личинок, вылетают наружу и становятся сборщицами. Если убрать всех пчел, строящих соты (возрастом 18–20 дней), их функцию станут выполнять более старые особи, уже бывшие строительницами, но перешедшие к стадии сборщиц. При этом они не только изменяют свое поведение, но и регенерируют свои восковые железы. Механизм такой регуляции неизвестен.

У хищных птиц функции самца и самки при кормлении птенцов различны. Самец охотится, а самка охраняет потомство. Добыча, приносимая самцом, передается самке, та ее разрывает и скармливает мелкие куски птенцам, которые приобретают способность самостоятельно управляться с убитыми животными только со второй половины своего гнездового развития. Это разделение труда настолько жесткое, что выводок обычно бросается самцом, если самка в период выкармливания погибает. Однако иногда наблюдалось, что он, несколько повременив, начинает кормить птенцов так же, как это делала его партнерша; такой тип поведения никогда не отмечался у самцов этих видов в нормальных условиях.

Часто можно наблюдать менее существенные регуляции, связанные с формами поведения, обычно не проявляющимися, но всегда остающимися в резерве. В гл. 3 говорилось, что самец кулика галстучника подгоняет самку к гнезду, если по каким-то причинам она к нему не торопится. Однажды я наблюдал чибиса, пытавшегося отогнать своих полностью оперившихся птенцов от кошки, когда они не реагировали на его крики тревоги. У многих певчих птиц известны специальные реакции на не выпрашивающих пищу птенцов, заставляющие их раскрыть рот, если нормальные стимулы не действуют.

Конечно, провести границу между нормой и аномалией трудно. Здесь под нормальным подразумевается всего лишь «часто встречающееся», а под ненормальным – редкое. Известны самые разные промежуточные состояния. То же самое можно сказать и о любых «регуляциях» на уровне как индивида, так и сообщества. Это еще раз показывает, что все они всего лишь экстраполяция нормальных процессов жизнедеятельности. Здесь полезно вспомнить, что сами нормальные процессы не более, но и не менее загадочны, чем регуляторные; последние можно выделить, только определив первые. Признав возможность анализа нормального сотрудничества, нетрудно распространить применяемые для этого методы и на исследование регуляций; резервные механизмы вовсе не должны коренным образом отличаться от тех, которые используются ежедневно.

Глава 8. Эволюционные аспекты социальной организации

Сравнительный метод

Документальных свидетельств истории социальной организации нет; ископаемые остатки дают мало информации о поведении животных в прошлом. Таким образом, изучать эту историю непосредственно невозможно. Однако составить о ней определенное представление позволяет сравнение социальных организаций современных видов. С аналогичными целями сравнение широко используется морфологами, и, прежде чем перейти к социальному поведению, рассмотрим подходы, применяемые этими специалистами.

Первый этап – выявление черт сходства и различия, а затем сортировка видов в соответствии с этими критериями, т.е. отнесение похожих животных к одной группе (таксону), похожих групп – к одной более крупной группе (таксону высшего ранга) и т. д. Сходство считается при этом доказательством родства. Однако при его выявлении встречается такая трудность: оно может быть чисто поверхностным, как бы «имитирующим» родственные связи. Например, на первый взгляд киты очень похожи на рыб, однако при более пристальном анализе оказывается, что общая у них только обтекаемая торпедообразная форма тела, сразу же бросающаяся в глаза, но вовсе не относящаяся к важнейшим признакам организмов. Во многих других отношениях – по строению скелета, кожи, носовой полости, особенностям размножения и т. д. – различия весьма велики, причем этими чертами киты гораздо сильнее напоминают типичных млекопитающих и по большинству признаков могут быть отнесены именно к этой группе. Палеонтология подтверждает такой вывод.

Киты похожи на рыб, поскольку приспособились к той же, что и они, среде, потребовавшей развития сходной обтекаемой формы тела. Такие, почти одинаковые адаптации наблюдаются у многих животных; это называется конвергенцией. Ее можно проследить в любых проявлениях жизнедеятельности, как в «структуре», так и в «функции» (которые, естественно, представляют собой два аспекта единого целого – функционирующей структуры). Конвергенция может проявляться на уровне общей формы тела, например, у китов и рыб, у летучих мышей и птиц, у чаек и альбатросов. Она заметна и в случае отдельных органов; примеры – приспособленные к рытью конечности кротов и насекомых медведок, осязательные рецепторы насекомых и млекопитающих и т. д. При установлении родства конвергенцию не учитывают; принимается во внимание только «истинное» сходство, так называемая гомология.

При сравнении животных одной группы заметен свойственный всем им общий план строения. Виды или группы видов, во многих отношениях отличающиеся от него, считаются далеко отклонившимися от предков данной эволюционной линии, а больше всего ему соответствующие – наиболее близкими к ним. Так, киты и летучие мыши сильно специализированы в связи с адаптацией к особой среде обитания, но со многих других точек зрения и те и другие относятся к типичным млекопитающим.

Различные виды одной таксономической группы или отдельные группы в составе таксона более высокого ранга могут эволюционировать в одном направлении, но с разной скоростью. Это часто позволяет определить эволюционные тенденции путем расположения видов в ряд от наиболее к наименее специализированным через промежуточные формы. Такой подход связан со множеством трудностей; всегда следует помнить, что внутри группы редко можно считать какое-то животное в целом более или менее специализированным, чем другое; в некоторых отношениях специализация может быть сильнее, в других – слабее.

Сравнение социальных систем

Большое преимущество при сравнительном изучении поведения дает то, что нам уже известна в общих чертах естественная система филогенетического родства, т.е. здесь наше положение гораздо предпочтительнее, чем у морфологов лет триста назад. Если

обнаружится, например, что социальная организация, лежащая в основе брачного поведения у каракатицы, очень сходна с известной для рыб, мы ни на секунду не признаем это доказательством родства между ними, поскольку морфологические исследования уже давно позволили отнести рыб и каракатиц к совершенно различным типам животных. Некоторые черты их морфологического сходства типа наличия «плавников» или глаз – конвергентные признаки, как и особенности брачного поведения.

С другой стороны, сравнивая брачное поведение близкородственных видов, вполне можно предположить, что его схемы у них гомологичны. Так, в ходе зигзагообразного танца самец трехиглой колюшки сначала ведет самку, а затем нападает на нее, в случае десятииглой колюшки – сначала атакует, затем ведет, а у пятнадцатииглой колюшки *(Spinachia vulgaris)* – просто атакует и никуда не ведет, пока она сама не проявит инициативу. Сразу же напрашивается вывод о трех формах единого в своей основе поведения. Если же брачные церемонии близкородственных видов сильно различаются, можно попытаться обнаружить общий предковый тип, от которого они эволюционировали.

Поведение редко систематически изучали с этой точки зрения. Однако именно социальные взаимоотношения дают исследователю уникальную возможность проследить ход эволюции, поскольку в связи с потребностью в репродуктивной изоляции тенденция к разнообразию здесь обычно проявляется в первую очередь. Другими словами, социальная организация родственных видов дивергировала очень быстро, а значит, даже близкие формы (которые легче всего сравнивать, поскольку гомологии очевидны) должны заметно различаться своим поведением.

Как и в случае морфологии, сравнение можно проводить на любом уровне: сообщества в целом, брачного поведения или отдельного релизера. В любом случае должно хватить данных для того, чтобы прийти к четким эволюционным выводам.

Сравнивая социальные организации различных пчел, нетрудно обратить внимание на преобладание одиночных видов и исключительность медоносной пчелы (и двух близкородственных ей таксонов), живущей в сложно устроенных «государства», основанных на сотрудничестве тысяч особей. Следовательно, логично допустить, что исходно пчелы были одиночными. Как указывалось в гл. 7, у некоторых родственных пчелам насекомых существует определенный уровень социальности, т.е. они занимают промежуточное в этом смысле положение. Сравнивая одиночные, средне- и высокосоциальные таксоны, можно видеть, что социальная организация развивалась из семьи, включающей самку и ее потомство, причем сначала возникла ассоциация между ними, а затем появилось разделение труда особей с постепенным усложнением сотрудничества.

Исследовать этот вопрос на муравьях труднее, потому что среди них нет одиночных видов, как и у термитов. Сравнение муравьев и термитов четко демонстрирует конвергенцию между этими отдаленными группами. Социальная организация термитов возникла иным путем, чем у муравьев или пчел, поскольку у этих «общественных тараканов» во всех кастах представлены самцы, а государство возникло из семьи, включающей самца, самку и их потомство. Хорошо известно, что параллели между муравьями и термитами можно провести по многим признакам; например, и у тех и у других выделяется каста «солдат».

Переходя теперь от социальной организации в целом к ее деталям, можно опять же видеть гомологии и конвергенцию. Они особенно бросаются в глаза в случае брачного поведения. У групп с хорошо развитым зрением часто наблюдается половой диморфизм: самцы броско окрашены или выполняют особые демонстрационные церемонии. Это свойственно, например, манящим крабам (рис. 66), колюшкам, бойцовым рыбкам (Betta splendens), ящерицам и многим птицам. Все они используют свою яркую окраску, чтобы угрожать другим самцам, причем их потенциально противоречивое поведение (либо драка, либо ухаживание за другими особями своего вида) направляется в чисто половое русло особыми реакциями самки. Некоторые самцы преимущественно агрессивны (например, бойцовые рыбки или голуби), у других преобладают половые тенденции, и их провоцируют на драку специальные релизеры соперников. Это свойственно, например, каракатице и

мускусной утке. У некоторых птиц существует любопытная «токовая» система, при которой множество ярко окрашенных самцов собираются на общую площадку для брачных демонстраций (ток), посещаемую самками только для совокупления. Она развивалась независимо у турухтана (Philomachus pugnax) и тетерева (Lyrurus tetrix). У обоих этих видов самцы не присоединяются к самкам, чтобы помочь им в выполнении родительских обязанностей; «личных» связей у этих птиц не возникает вообще.

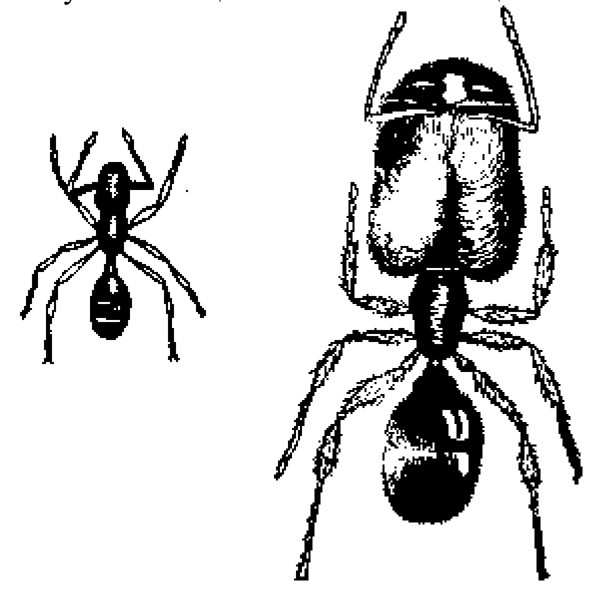


Рис. 64. Рабочий муравей *(слева)* и солдат.

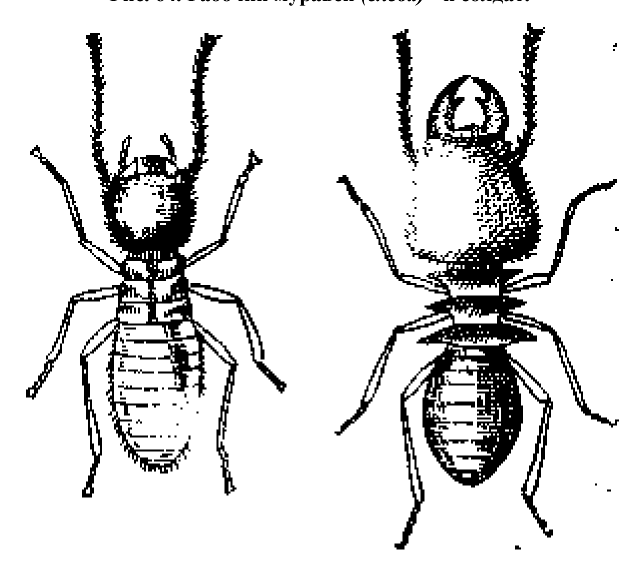


Рис. 65. Рабочий термит *(слева)* и солдат.

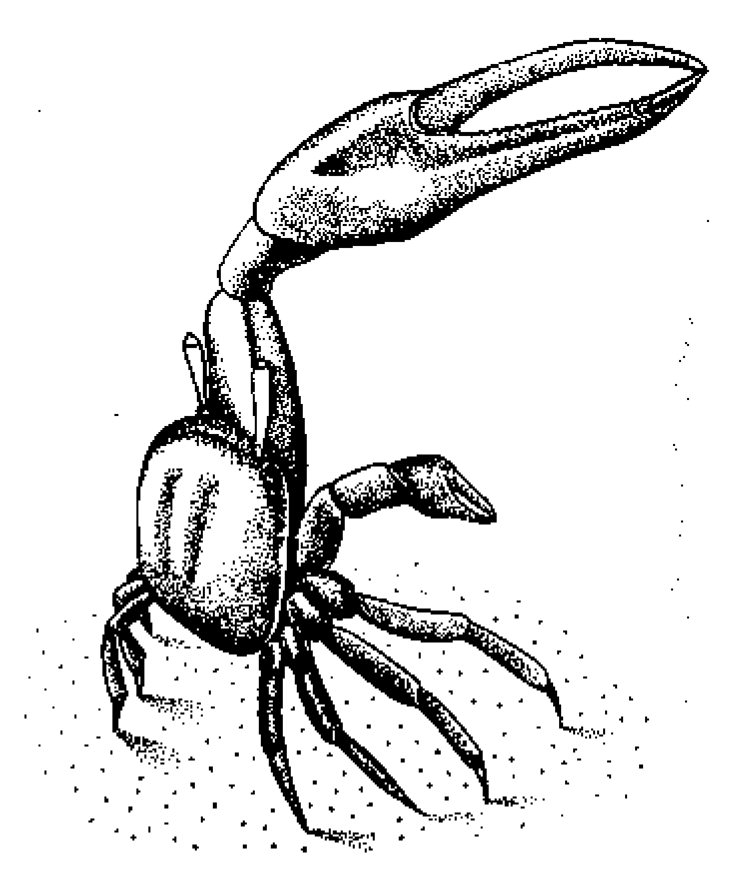


Рис. 66. Самец манящего краба во время демонстрации.

Внутри одного рода часто можно проследить гомологии. На первый взгляд поведение при образовании пар у серебристой и обыкновенной чаек выглядит совершенно различно. В первом случае партнеры находят друг друга в «клубах», т.е. в местах скопления многих особей, во втором – на так называемых «предтерриториях». Одинокий самец обыкновенной чайки очень агрессивно реагирует на любого сородича независимо от его пола, а у серебристой чайки он, нападая на других самцов, вполне терпим к самкам. Обыкновенная чайка использует воздушную демонстрацию, серебристая – нет. Только что образовавшаяся пара обыкновенной чайки улетает с места «знакомства» выбирать гнездовой участок, а серебристые чайки удаляются от клуба пешком и часто вьют гнездо недалеко от него. В некоторых деталях поведения также заметны существенные различия; угрожающая поза неодинакова: у серебристой чайки она «вертикальная», а у обыкновенной – «впередсмотрящая». Различны и умиротворяющие действия: у серебристой чайки – особая «поза подчинения», а у обыкновенной – «отмашка головой».

Однако более пристальный анализ способа образования пар у обоих видов говорит, что общая схема здесь одинакова: самки приближаются к самцам и умиротворяют их, принимая позу, противоположную угрожающей, после чего партнеры вместе выбирают гнездовую территорию. Различия связаны с двумя обстоятельствами: во-первых, обыкновенная чайка как меньшая по размеру больше времени проводит в полете, поэтому у нее сформировались воздушные демонстрации, отсутствующие у более крупной серебристой чайки, иная угрожающая поза («вертикальная» ориентирована на противника, находящегося на земле, а «вперед смотрящая» – на чужака, который может и подойти, и подлететь), она по-особому отправляется на поиски гнездового участка. Во-вторых, угрожающая поза у обыкновенной чайки подкрепляется коричневой окраской ее «лица», которая обусловливает и «отмашку головой» в качестве умиротворяющей церемонии.

Наши знания о таких вещах еще очень фрагментарны и совершенно недостаточны для реконструкции эволюционных процессов, приведших к появлению различных типов поведения.

Сравнение релизеров

Несколько больше известно об отдельных сигналах, регулирующих поведение. Здесь опять же нетрудно обнаружить гомологии и конвергенцию. «Смещенная» чистка перьев у ухаживающего за самкой самца утки, хотя и неодинакова у разных видов, остается явно «одним и тем же» во всех случаях. Пение птиц, специфическое у каждого вида из-за необходимости в репродуктивной изоляции, гомологично у всей группы певчих, как и используемый для этого орган – нижняя гортань. Примеры конвергенции – это, в частности, фронтальная демонстрация у рыб, поднимающих жаберные крышки, и раздувание в ярко окрашенный веер или воротник шейных перьев у самцов турухтана и домашнего петуха.

Сравнение гомологичных релизеров привело к интересным выводам об их происхождении и эволюции.

До сих пор выделено два источника сигнальных движений. Один из них – это движение намерения, или интенционное. Когда утка или гусь собираются взлететь, их мотивация формируется постепенно. Когда она очень слабая, можно видеть интенционные движения. Оперение прижимается к телу, после чего голова неоднократно подергивается; это – самая низкая по интенсивности готовность к взлету. При усилении мотивации подергивания головой усиливаются и в движение могут прийти другие части тела: крылья приподнимаются, а тело иногда немного наклоняется вперед. Такие слабовыраженные формы интенционного движения действуют на сородичей как релизеры.

В других случаях животное может совершать интенционные движения даже при довольно сильной мотивации. Вертикальная угрожающая поза серебристой чайки, несомненно, указывает на достаточно выраженную тенденцию к нападению, однако перерасти в настоящую атаку ей нелегко, так как этому противодействует одновременная тенденция к бегству или отступлению. Такие подавленные интенционные движения действуют как сигналы и во многих других случаях.

Второй источник релизеров – смещенная активность. Ее примеры – дерганье травы серебристой чайкой, угрожающее рытье песка трехиглой колюшкой или указывание ею же входа в гнездо (смещенное «обмахивание» икры). Все эти действия играют роль сигналов, запускающих определенные реакции у противника или полового партнера.

Каким образом другие особи начали «понимать» такие движения, проследить трудно. Эта проблема связана с происхождением реактивности на сигнал, а не самого сигнального движения. Что касается интенционных движений, вопрос ставится в сущности о происхождении реакции животного на любой внешний стимул. Почему черный дрозд реагирует на земляного червя или на ястреба-перепелятника – не меньшая загадка, чем причина его реакции на интенционное движение другого черного дрозда, служащее предупреждением об опасности.

Почему серебристая чайка «понимает» агрессивную природу смещенного сбора гнездового материала (дерганья травы) и не реагирует на него, сама занимаясь строительством гнезда, – вопрос иного порядка. По-моему, причин для интерпретации такого поведения как агрессивного две. Во-первых, оно чередуется с настоящими агрессивными действиями. Во-вторых, как уже говорилось, это дерганье отличается от обычного сбора гнездового материала: чайка клюет траву «яростно» и тянет ее изо всех сил. Такие детали характерны для драки; птица угрожает растениям, как будто это ее противник.

Когда сформировалась реакция на сигнальное движение другого индивида, дальнейшее развитие его знаковой функции зависит как от агента, так и от реагента. У обоих животных начинается новый адаптивный эволюционный процесс. Сравнение позволяет выявить несколько его аспектов. Смещенное охорашивание, т.е. сигнальное движение, составляющее часть ухаживания у многих самцов уток, у каждого из их видов несколько отличается от обычной чистки перьев, причем в некоторых случаях разница настолько велика, что природу смещенного движения понять трудно. Лоренц привел детальные описания и иллюстрации,

основанные на киносъемке смещенного охорашивания у многих видов (рис. 67). Относительно примитивна его форма у кряквы. Самец просто прячет клюв под крыло почти так же, как при обычной чистке перьев, но смещенное движение более стереотипно. У мандаринки оно весьма специализировано: самец ловко дотрагивается до опахала одного из маховых перьев второго порядка, которое отличается от обычных перьев темно-зеленого цвета. Его опахало преобразовано в огромную флагоподобную структуру, а окраска ярко-оранжевая. У чирка-трескунка это движение опять же иное. Он дотрагивается не до внутренней, а до наружной стороны крыла как раз в том месте, где на нем находятся яркие серовато-голубые кроющие перья. Таким образом, и у него, и у мандаринки развилась бросающаяся в глаза структура, и движение привлекает внимание именно к ней. Эволюция привела к тому, что оно стало более заметным и стереотипным, превратилось, так сказать, в «ритуал». Одновременно произошла дивергенция этих движений у разных таксонов, повысилась их видоспецифичность. Эволюционный процесс, «ухватывающий» сигналы и делающий их более заметными и видоспецифичными, называется ритуализацией.

Все накопленные до сих пор данные приводят к выводу, что сигнальные движения первоначально не обладали знаковой функцией. В каком-то смысле это были «побочные продукты» нервной организации. После появления знаковой функции начался новый тип адаптивной эволюции, ритуализация, приведшая к одновременному изменению самого движения и связанной с ним морфологической структуры.

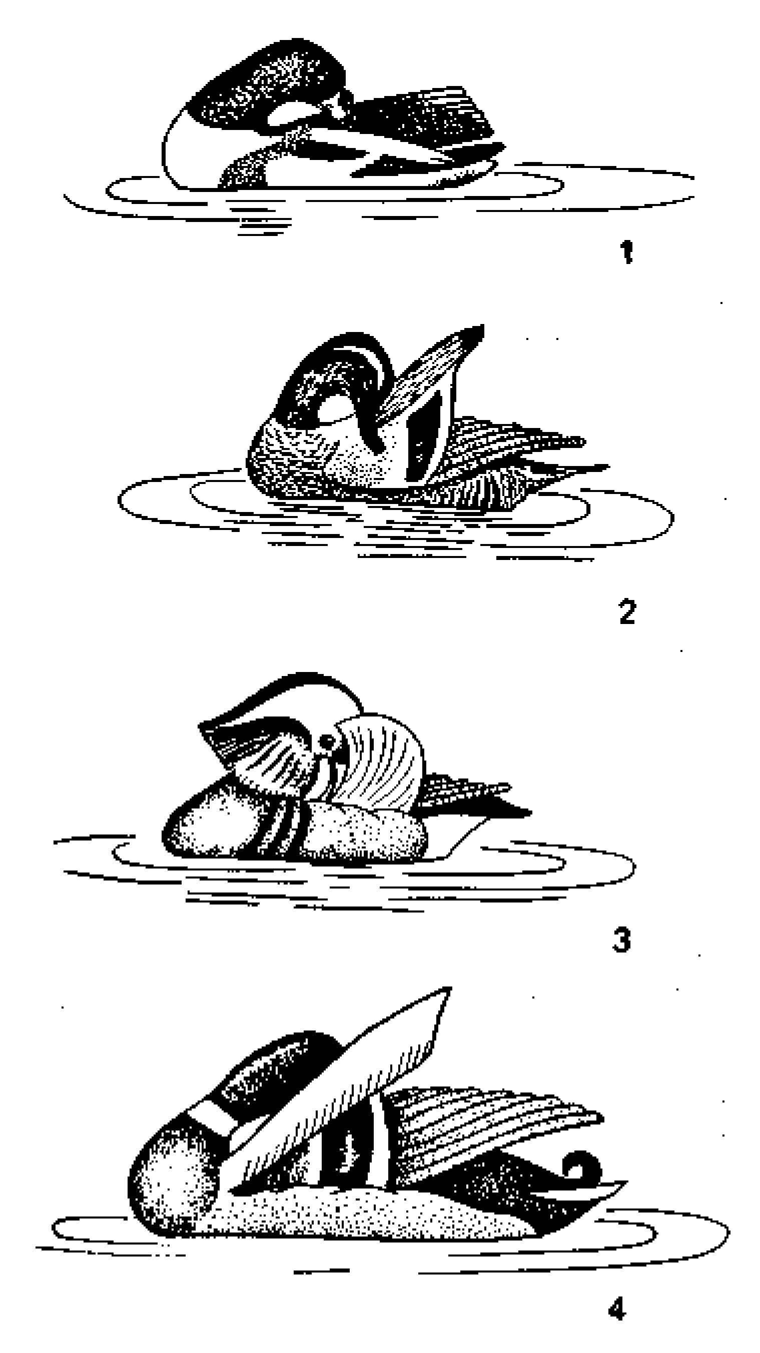


Рис. 67. Смещенная чистка перьев ухаживающими утиными: 1 – пеганка; 2 – чирок-трескунок; 3 – мандаринка; 4– кряква.

Ритуализация адаптивна с двух точек зрения. Ритуализованные релизеры всегда хорошо заметны и просты. Это – адаптация к ограниченной реактивности врожденного поведения. Каждая врожденная реакция требует для своего запуска специфических стимулов; их изучение показало, что они всегда относительно просты и броски. Ритуализация обычно ведет к специализации релизера на предъявлении таких «знаковых стимулов», т.е. релизеры в определенном смысле их «материализуют». Во-вторых, ритуализация направлена на то, чтобы каждый данный релизер отличался от любого другого как у этого, так и у другого таксона. В результате облегчается социальное сотрудничество сородичей и снижается вероятность реакции на другой вид.

В случае интенционных движений и смещенной активности ритуализация, по-видимому, развивается одинаково. В обоих случаях главный упор может делаться как на движение, так и на структуру. Одно из самых обычных изменений движения – его «схематизация», подразумевающая подчеркивание одних компонентов и ослабление других. Это можно наблюдать, например, на некоторых ухаживающих действиях у уток. Так,

«укорачивание» тела первоначально означало подъем головы и хвоста. У чирка-трескунка движение головы назад усилилось, а хвоста вверх – полностью исчезло. У чилийского чирка главный акцент сделан на движение груди, а хвост опять же не поднимается. У шилохвости задействованы и голова, и хвост; движение последнего подчеркивается ярко окрашенным треугольником у его основания и вытянутой формой.

Физиологически эти и другие аспекты ритуализации можно истолковать как количественные изменения с пороговыми значениями для различных составных частей движения. Более глубокое обсуждение этих проблем увело бы нас за рамки выбранной тематики. Однако мне хотелось бы отметить, что изучение эволюции релизеров очень важно для понимания происхождения и развития «новых» элементов поведения в целом, поскольку ритуализация интенционных движений или смещенных действий ведет как раз к этому. Углубляться в данную проблему мы также не будем.

Заключение

Изучение происхождения и эволюции релизеров, в частности используемых при ухаживании и угрозе, не оставляет сомнений в том, что первоначально они были случайными «побочными продуктами», разрядкой нервного возбуждения в форме интенционных движений или смещенной активности. В большинстве случаев такие формы разрядки возникают, когда нормальные ее способы подавляются одновременной активацией противоположных по направленности побуждений. Это справедливо для всех «подавленных интенционных движений», всех угрожающих смещенных действий и, возможно, для многих форм смещенной активности при ухаживании. По-видимому, такой вывод позволяет понять, почему «демонстрации» так широко распространены именно при ухаживании и угрозе. В первом случае, если половое влечение и остается главным компонентом мотивации, все же одновременно проявляются агрессивность и тенденция к избеганию. При угрозе в конфликт между собой вступают два последних побуждения. Уже говорилось, что как агрессивность, так и половое влечение необходимы для сохранения вида. Поскольку врожденное поведение складывается из реакций на простые знаковые стимулы, а самка, будучи представителем того же вида, что и самец, помимо стимулов, вызывающих у него половую реакцию, не может не посылать сигналов, провоцирующих агрессивность, при приближении ее к партнеру у того всегда активируются и враждебность, и сексуальность. Если бы агрессивность была слабее, он мог бы реагировать на самку только как на полового партнера, но за счет снижения эффективности драк с другими самцами. Если усилить половое влечение, оно бы преодолело не только враждебность к самке, но и прочие побуждения, включая страх перед хищником. Если бы слабее проявлялась тенденция к избеганию, это оказалось бы полезным при внутривидовых столкновениях, но повысило бы уязвимость при встрече с хищником. Таким образом, в каждом животном одни побуждения точно уравновешивают другие. Угрожающее поведение и ухаживание – неизбежные последствия такого равновесия; ритуализация делает их максимально приспособленными к условиям существования вида.

Глава 9. Некоторые рекомендации по изучению зоосоциологии

Знакомство с литературой показывает, что зоосоциология многим обязана работам «любителей», т.е. людей, не получивших специального зоологического образования. Фактически «официальная» зоология долгое время вообще не занималась зоосоциологией, поэтому все первые исследования в этой области были проведены либо дилетантами, либо зоологами, не подготовленными к такого типа наблюдениям. И Хайнрот, и Гексли, ставшие пионерами этой науки, – самоучки. Благодаря их работам, а впоследствии исследованиям Лоренца и его коллег интерес зоологов к поведению животных быстро усиливается. В

результате развитие этого направления ускоряется, в нем появляются новые концепции и термины, постоянно растет число публикаций. Такие тенденции, естественно, обнадеживают, но их недостаток в том, что исследования все больше становятся монополией специалистов-профессионалов, многие любители начинают чувствовать себя неспособными «выдержать темп», и в итоге мы лишаемся их новых и оригинальных наблюдений. На мой взгляд, пессимизм дилетантов неоправдан. Не только возможно, но и весьма желательно, чтобы непрофессионалы продолжали свою работу, поскольку отсутствие у них специальной подготовки имеет помимо недостатков, и свои преимущества. Естественно, такая подготовка дает знания и дисциплинирует мышление, однако часто убивает свежесть взгляда на проблему, позволяющую любителю делать неожиданные и интересные умозаключения. В этой последней главе я хотел бы дать некоторые рекомендации тем, кто чувствует склонность к самостоятельному изучению поведения животных.

Бесспорно, наиболее интересные сообщения поступают от людей, отдавших годы внимательным и терпеливым наблюдениям за каким-то видом. Очень существенно также сравнение нескольких видов, неважно, относятся они к близким или далеким друг от друга таксономическим группам, но оно возможно только после накопления достаточной информации о каждом виде в отдельности.

Необходимость в широком описательном подходе не нуждается в навязчивой рекламе. Конечно, естественные склонности многих людей, особенно молодых и начинающих, заставляют их сосредотачиваться на одной проблеме, пытаясь углубиться именно в нее. Однако это похвальное стремление следует контролировать, иначе оно приведет к накоплению неполной, разрозненной информации, коллекционированию поведенческих курьезов. Широкое описательное рассмотрение системы феноменов в целом необходимо для того, чтобы видеть любую проблему в ее перспективе; это единственная гарантия сбалансированного подхода, сочетающего аналитическое и синтетическое мышление. Естественно, это справедливо не только для социобиологии, но и для любой науки, но именно в этологии и зоосоциологии об этом почему-то особенно часто забывают.

Поскольку, по моему мнению, такой широкий описательный подход крайне важен, я немного остановлюсь на нем. Однажды меня посетил способный студент-иностранец, который хотел получить подготовку в области социобиологии. При этом он был увлечен одной очень узкой проблемой – методикой экспериментального изучения релизеров. Я напрасно пытался убедить его, что лучше начинать с общего ознакомления с выбранным видом, затем вынужден был уступить, и он занялся подсчетом того, насколько чаще охраняющий свою территорию самец трехиглой колюшки кусает красную модель по сравнению с серебристой. На первый взгляд его результаты оказались отличными от наших: красная модель получила лишь немногим большее число укусов. Проводя свои опыты снова, он обнаружил, что рыба проявляла и другие признаки агрессивности (например, поднимала спинные иглы, начинала атаку без завершения), причем они вызывались красной моделью гораздо чаще, чем серебристой. Значит, отказавшись от описательного изучения агрессивного поведения, он не сумел распознать и интерпретировать эти проявления враждебности. В результате ему пришлось вернуться к простым наблюдениям; при повторении опытов через несколько дней выводы относительно релизеров оказались совершенно определенными.

Другой пример связан со смещенной активностью. Без описательного изучения как побуждений, проявляющихся в форме такого поведения, так и формы деятельности, у которой оно «позаимствовано», невозможно ни распознать смещенную активность, ни понять природу ее связей с обоими инстинктами.

«Отмашка головой» у обыкновенной чайки, служащая, как говорилось выше, умиротворяющей демонстрацией, становится понятной, только если известен и ее «антипод» – «вперед смотрящая» угрожающая поза. Пока кроме ухаживания не изучено и агрессивное поведение, наблюдатель вряд ли сумеет интерпретировать роль «отмашки». Незнание угрожающего поведения не позволит понять и того важного факта, что ухаживание всегда

включает в себя агрессивные тенденции.

Возобновление песни, которой самка кулика плавунчика побуждает самца следовать за ней к гнезду, куда она готовится отложить яйцо, становится понятным, только если известно, что такой же призыв привлекает в начале сезона размножения одинокого самца к находящейся на своей территории самке. Эта же церемония откладки яйца покажется лишенной смысла, если не знать, что самец высиживает яйца один и должен увидеть, где они будут находиться. Лучшей интерпретации такого брачного поведения способствует и представление о необычной роли полов этого вида, а также о половом диморфизме их оперения.

Я привел лишь несколько примеров. Хотя требуется некоторое, а иногда и значительное самоограничение, чтобы заняться такими обширными наблюдениями перед тем как обратиться к конкретным проблемам, причем ознакомление с предметом долгое время может не давать никаких четких «результатов», настойчивость в конечном итоге вознаграждается, вещи постепенно начинают «обретать смысл» и интересные проблемы возникают на каждом шагу и в необходимой связи с другими проблемами. Очень важно также повторение наблюдений. Социальное поведение включает в себя так много одновременно происходящих событий, что заметить все сразу невозможно. Внимание должно быть обращено как на агента, так и на реагента, а кроме того, на индивидов, находящихся рядом с ними. Даже движения одной особи не всегда удается уяснить с первого раза, не говоря уже о прочих одновременно происходящих вещах. Только наблюдая, записывая, зарисовывая, осознавая, как много еще неясного, наблюдая снова и постепенно дополняя свои записи, можно добиться удовлетворительной точности и детальности информации. Я не преувеличиваю, говоря, что наблюдал за ухаживанием трехиглой колюшки сотни раз, но и сейчас замечаю новые детали, некоторые из которых способствуют пониманию фундаментальных проблем. Большим подспорьем оказывается киносъемка. Хороший фильм о каком-то конкретном феномене равноценен многим часам или даже дням, проведенным за наблюдениями.

Множество такого рода наблюдений можно сделать в полевых условиях на диких животных. Преимущество здесь заключается в том, что они находятся в естественной для себя среде, имитировать которую в неволе часто очень трудно, вполне здоровы и не требуют ухода. Их хранит для нас сама Природа. Препятствие, заключающееся в их пугливости, легко преодолимо, если использовать укрытие. Полевая работа дала прекрасные результаты прежде всего в случае птиц и насекомых. Множество, приведенных в этой книге данных по пернатым, было собрано именно в поле: исследования шилоклювки Маккинком, баклана Кортландтом, галстучника Лавеном, малиновки Лаком и серебристой чайки мной самим, а также многие другие основаны исключительно на полевых наблюдениях. Оборудование здесь требуется самое простое. Всегда необходим бинокль. Для непрерывного наблюдения очень важно установить его на треногу, где его можно вращать из стороны в сторону и вверх-вниз. Дело в том, что спустя примерно час наблюдений ваши руки неизбежно начнут дрожать, причем еще до этого бинокль начнет слегка смещаться при каждом ударе вашего сердца; просто удивительно, насколько больше удается разглядеть, использовав опору. Если треноги нет, положите бинокль на камни, на забор, на дерево и чем-нибудь прижмите сверху. Вторым подспорьем полевого наблюдателя служит мечение особей. И без этого, несомненно, часто удается распознать индивидов по особенностям их оперения, поврежденной ноге, необычному размеру и т. п., но такие животные отличаются от прочих просто в связи со своими аномалиями, поэтому не исключено, что как раз они проявляют или вызывают у других ненормальные реакции. Исследователи миграций уже давно используют для мечения пронумерованные алюминиевые кольца, но цифры на них обычно такие мелкие, что разобрать их с расстояния невозможно. Правда, в случае очень крупных птиц типа аистов применяются кольца с номерами, вполне различимыми и в полевых условиях, а для мелких птиц выход заключается в разной окраске колец. Сочетая пять или шесть различных цветов, можно индивидуально пометить большое число птиц. Ничего не случится, если на каждую

ногу им надеть по два или даже по три кольца в зависимости от вида. Некоторые из моих меченых серебристых чаек, поднимаясь в воздух, каждый раз весело позвякивали, но, по всей видимости, не обращали на это ни малейшего внимания и жили так годами.

Для некоторых наблюдений, а также для фотографирования и киносъемки необходимо использовать убежище. Я лично применял складные брезентовые тенты с металлической рамой. Чтобы поставить их, требуется всего несколько минут, они вполне портативны и при правильном закреплении выдерживают сильный ветер. Рекомендуется замаскировать наблюдательные окна снаружи растениями, которые скроют эти темные отверстия своей беспорядочной листвой. В результате наблюдатель получит возможность как угодно шевелиться внутри убежища без риска быть замеченным. Важно только не открывать окна одновременно с противоположных сторон, поскольку птицы могут различить ваш силуэт, движущийся между двумя отверстиями.

Однако, проводя длительные наблюдения, безусловно, лучше сидеть на открытом месте с хорошим обзором, поскольку видеть, на какие события вокруг реагируют птицы, часто не менее важно, чем замечать, что делают они сами. Правда, держаться от них следует как можно дальше, чтобы они не обращали внимания на ваше присутствие. Часто, когда птицы уже привыкли к наблюдателю, это расстояние удивительно невелико, а привыкают они быстро, если вести себя тихо. Затем они будут обращать на вас не больше внимания, чем на корову, «неприметности» которой можно только позавидовать.

Чтобы наблюдать за птицами, надо вставать рано. У большинства пернатых максимальная активность, особенно в период размножения, приходится на рассветное время. Второй, не такой мощный ее подъем происходит вечером. Лучше всего прийти на место за час перед рассветом и оставаться там три-четыре часа после него до того времени, когда птицы утихнут. Привыкнув рано выходить в поле, вы полюбите это занятие больше, чем экскурсии в более поздние часы, когда солнце уже высоко, роса испарилась и пейзаж стал сухим, бесцветным и скучным. Чем эффективнее действует на вас будильник, тем легче вам придется.

Насекомых тоже можно изучать в полевых условиях. Во многих отношениях это даже более удобные объекты для наблюдений, чем птицы. Они гораздо менее пугливы, а максимум их активности приходится не на такие ранние часы, поэтому изучать их непрерывно изо дня в день гораздо легче. Энергичный исследователь может начинать свой рабочий день с птиц и переключаться на насекомых около 9 ч утра.

Великий французский натуралист Фабр показал, как много интересного может выясниться при простом наблюдении. Однако его данные, ценные в свое время, для тех целей, которые мы ставим сегодня, недостаточно точны. Эталоном исследования, приводящего к требуемым на сегодняшний день результатам, можно считать работу Берендса по роющей осе *Ammophila adriaansei.* У этого вида он обнаружил очень сложные отношения между самкой и ее потомством. Каждая личинка живет отдельно в собственной норке; мать снабжает ее парализованными гусеницами. Берендс не только наблюдал в деталях обычную последовательность событий, пометив как гнезда, так и особей, но и провел множество экспериментов. Например, он обнаружил, что каждая самка может заботиться одновременно о двух или даже трех гнездах, личинки в которых находятся на разных стадиях развития, причем она точно знает, когда каждая из личинок нуждается в новой порции корма. Заменив настоящие норки пластиковыми трубочками, он получил возможность вскрывать гнездо в любое время и менять его содержимое, в результате продемонстрировав, что на поведение самки влияет именно оно, в частности количество оставшейся пищи и возраст личинки.

Насекомые представляют собой практически необозримое поле исследования. Работа Берендса показывает, какими удивительными объектами являются роющие осы. В случае бабочек исследования только начались, но уже дали многообещающие результаты, что можно видеть на примере сатира Семела. Еще одна интересная группа – стрекозы; например, у очень грациозного вида красотка-девушка *(Calopteryx virgo)* сформировалось брачное

поведение, весьма сходное с описанным для многих птиц и рыб. Самец охраняет территорию от других самцов и выполняет специализированный ритуал ухаживания, целиком основанный на зрительной стимуляции. У кузнечиков и саранчовых развиты социальные отношения совершенно иного типа, что показано работами Якобса, Дейма и ван Ойена. В других группах (млекопитающие, ящерицы, пауки) проведенные на сегодняшний день исследования хотя и не так обширны, как в случае птиц, но также позволяют сделать интересные сравнения, и эти животные, безусловно, заслуживают большего внимания, чем уделялось им до сих пор.

Зоопарки представляют собой другой тип среды для социобиологических исследований. Животные находятся здесь в тесных помещениях, и более или менее ненормальные условия жизни приводят к отклонениям в их поведении, весьма ценным для понимания естественных феноменов. Кроме того, можно провести сравнение с экзотическими видами, что часто недоступно для полевого наблюдателя. Хайнрот, работавший в Берлине, и Портилье в Амстердаме были пионерами исследований такого типа, и внушительные подборки их публикаций показывают всю ценность зоопарков для зоосоциологов. Их важность при проведении этологических работ сейчас признается всеми; например, зоопарками Базеля и Берна в Швейцарии руководят именно специалисты по поведению животных.

Особым и очень ценным для наших целей типом зоопарка является аквариум. Это самый дешевый способ содержания животных в относительно естественных условиях, доступный почти каждому. Действительно, располагая аквариумом средних размеров (например, 45 x 30 x 30 см), вы можете без труда наблюдать все, что сказано в этой книге (и гораздо больше) о трехиглой и десятииглой колюшках. Понадобится только потратить несколько часов ранней весной на рыбалку и ежедневно копать червей, не более того. Многие рыбы нашей страны еще не изучены, более пристального внимания заслуживают и различные тритоны. От пресноводного до морского аквариума всего один шаг; небольших затрат потребует и оборудование тропического аквариума, позволяющего изучать множество экзотических видов. Поле для исследований здесь практически неограничено. У многих групп рыб развиты специализированные системы зрительных релизеров, а их способность быстро менять цвет делает их еще более увлекательными объектами, чем многие птицы.

Лоренц придумал особый тип зоопарка. Он выращивал и содержал несколько видов животных как бы в «полуневоле». Они могли свободно перемещаться по местности в определенных (весьма широких) пределах и, поскольку ухаживал за ними сам исследователь, привязались к нему социально. Многие из этих животных относились к Лоренцу как к представителю своего собственного вида – ухаживали за ним, вступали в драку или старались увлечь за собой на прогулку. Это открывает уникальные возможности для исследования, и Лоренц использовал их полностью, буквально живя вместе со своими животными изо дня в день. Для того, кто чувствует склонность к такого рода исследованиям, я должен добавить, что их нельзя начать без согласия хозяев выбранных угодий.

Наблюдения должны быть продолжены экспериментами. Часто их можно провести в поле, причем переход от наблюдений к опытам следует осуществлять постепенно. Исследование причинно-следственных связей начинайте с использования «природных экспериментов». Условия, в которых происходит то или иное событие в природе, настолько различны, что сравнение обстоятельств определенного явления часто равносильно обсуждению результатов опыта, требующих только уточнения с помощью дополнительных тестов. Например, наблюдения Хайнрота за лебедем, нападающим на своего партнера, когда последний опустил голову в воду, наводит на мысль о расположении признаков, обеспечивающих индивидуальное распознавание, на голове этих птиц, а это дает основу для проведения более точных экспериментов. Тот факт, что самец колюшки ведет самку к гнезду, однако немедленно прогоняет ее прочь после выметывания икры, позволяет предположить связь вздутого до икрометания брюха самки с ухаживанием самца. Неоднократно наблюдая в поле, как самка кулика плавунчика ухаживает за находящимися

рядом галстучниками, лапландскими подорожниками и морскими песочниками, никогда не реагируя на пуночек (единственный среди этих видов с ярким белым пятном на крыле), я, естественно, предположил запуск реакции ухаживания видом любой птицы с оперением приблизительно такой же блеклой окраски, как у плавунчика. Полевой наблюдатель сталкивается со множеством таких природных экспериментов в течение одного дня, и систематическое их накопление позволяет составить обширную программу опытов. Хотя, работая с макетами, морфологические признаки типа цвета и формы легко подделать или просто грубо имитировать, воспроизвести движения очень трудно, и выводы об их влиянии часто можно сделать только на основе длинной серии таких «природных экспериментов».

С животными в неволе, естественно, экспериментируют чаще, чем в полевых условиях, поскольку у них просто нет возможности отказаться от опытов. Однако в этом таится и своя опасность – исследователь может поддаться искушению «злоупотребить» открывающимися перспективами. Экспериментирование во многих отношениях штука гонкая. Прежде всего животное должно быть в подходящем «настроении». Какой смысл предъявлять модель клюва серебристой чайки ее птенцу, который встревожен предупреждающим криком или только что поел. Наиболее очевидный нарушающий работу фактор – реакция избегания. Вызвать ее слишком легко. В простейших случаях она выражается в поведении, которое трудно спутать с любыми другими действиями, но даже слабая активация этой тенденции подавляет прочую активность, причем требуется внимательное наблюдение за данным видом и большой опыт, чтобы различить признаки торможения реакций животного страхом. Это неудивительно, если подумать о том, как много людей не умеют улавливать самые недвусмысленные оттенки выражения лица своих близких и насколько трудно сделать это у других видов.

Каждый эксперимент следует повторять неоднократно, чтобы исключить влияние факторов, не подчиняющихся контролю исследователя. Всегда есть искушение использовать одну особь в нескольких опытах, а не брать для каждого из них новое животное. Однако при этом следует удостовериться, что с выбранным индивидом в ходе экспериментов не произошло изменений. Одна из распространенных их причин – «истощение» анализируемого побуждения, приводящее к постепенному снижению реактивности. Такое часто случается, если опыты с особью проводятся через слишком короткие интервалы времени. Вторая причина – научение. У птенца серебристой чайки, которому снова и снова предъявляют модели головы родителя, вызывающие реакцию, не подкрепляемую пищей, вырабатывается отрицательный условный рефлекс на раздражитель, и его реакция постепенно ослабевает. Если гусям часто предъявлять картонный макет хищной птицы, пролетающей над их головой, у них сформируется положительный условный рефлекс на саму обстановку такого опыта, и они начнут тревожно кричать всякий раз, когда экспериментатор, готовясь к очередному запуску модели, только начнет забираться на дерево.

Это приводит к мысли о необходимости контроля. Каждый эксперимент представляет собой сравнение влияния двух ситуаций, различающихся одним из аспектов, эффект которого изучается. Например, определяя, какие стимулы, исходящие от яйца, стимулируют его насиживание, а какие – нет, недостаточно просто продемонстрировать, что птица признает своими ненормальные по каким-то признакам яйца. Реакцию на них следует сравнить с реакцией на нормальные; если наблюдаются неодинаковая интенсивность или форма ответа, значит, разница между яйцами включает некий элемент, влияющий на реакцию птицы. Опыт только с ненормальным яйцом без контроля достаточен для вывода о том, что и оно обеспечивает какие-то стимулы, вызывающие насиживание, но не доказывает присутствия полного их набора. Это может показаться банальностью, но требует особого упоминания, поскольку некоторые исследования, опубликованные в серьезных научных журналах, страдают именно таким недостатком.

Главные проблемы мной названы. Здесь невозможно говорить о чем-то, кроме общих рекомендаций. Источники упомянутых ошибок обнаруживаются самым неожиданным образом, и способность распознать и оценить их часто зависит только от «интуиции».

Сложность в том, чтобы ввести эксперименты в нормальную жизнь животного, не нарушая ее. Какими бы любопытными ни оказались для нас результаты опытов, сами они не должны восприниматься животными как что-то необычное. Тот, у кого отсутствует чутье на такие вещи, будет неизбежно попадать впросак, как человек, который без конца наталкивается на дорогую мебель в комнате и царапает ее, совершенно того не замечая.

Публикация результатов исследований – принципиально важная часть работы. Хорошие статьи с удовольствием напечатает большинство зоологических журналов. Возможно, наиболее подходящий из них – международный журнал «Behaviour». Работы по птицам часто публикуются орнитологическими изданиями, например выходящим в Великобритании журналом «Ibis». Простота и четкость изложения – главное не только для читателя, но и для автора. Часто описание проделанной работы очень помогает организовать собственные, мысли и яснее представить себе проблему. Один из важнейших элементов публикаций такого типа – рисунки. Невозможно достаточно детально описать сложное поведение, чтобы читатель сумел представить его воочию. Среднего качества иллюстрация или фотография часто оказываются полезнее пары страниц точнейшего, но неизбежно скучного изложения. Наблюдатель должен делать наброски в поле и постоянно стремиться проверить и уточнить их. Большую помощь оказывает киносъемка; фактически в серьезной работе без нее уже почти невозможно обойтись. Она может служить основой и для рисунков. Из соображений экономии иллюстрации следует делать мелкими, потому что большинство научных журналов постоянно испытывает дефицит бумаги.

Как правило, публиковать собственные наблюдения нельзя, не ознакомившись с другими материалами по этой же теме, причем, чтобы получить достаточную информацию о современном состоянии знаний, недостаточно ограничить чтение только работами на родном языке. Серьезный специалист по социобиологии помимо английских журналов не может обойтись без немецких, поскольку именно на этом языке написано множество работ в данной области. Исследования Хайнрота, Лоренца, Келера и их последователей и учеников весьма важны и отнюдь не в полном объеме опубликованы в англоязычных изданиях. Многие из них можно найти в журналах «Journal fur Ornithologie» и «Zeitschrift fur Tierpsychologie».

С другой стороны, я должен подчеркнуть, что знакомство с обширной литературой, хотя и необходимо, никогда не сможет заменить собственных данных, основанных на проводимых самим исследователем наблюдениях. Всегда важнее изучение самих животных, а не написанных о них книг.

Указатель русских названий животных

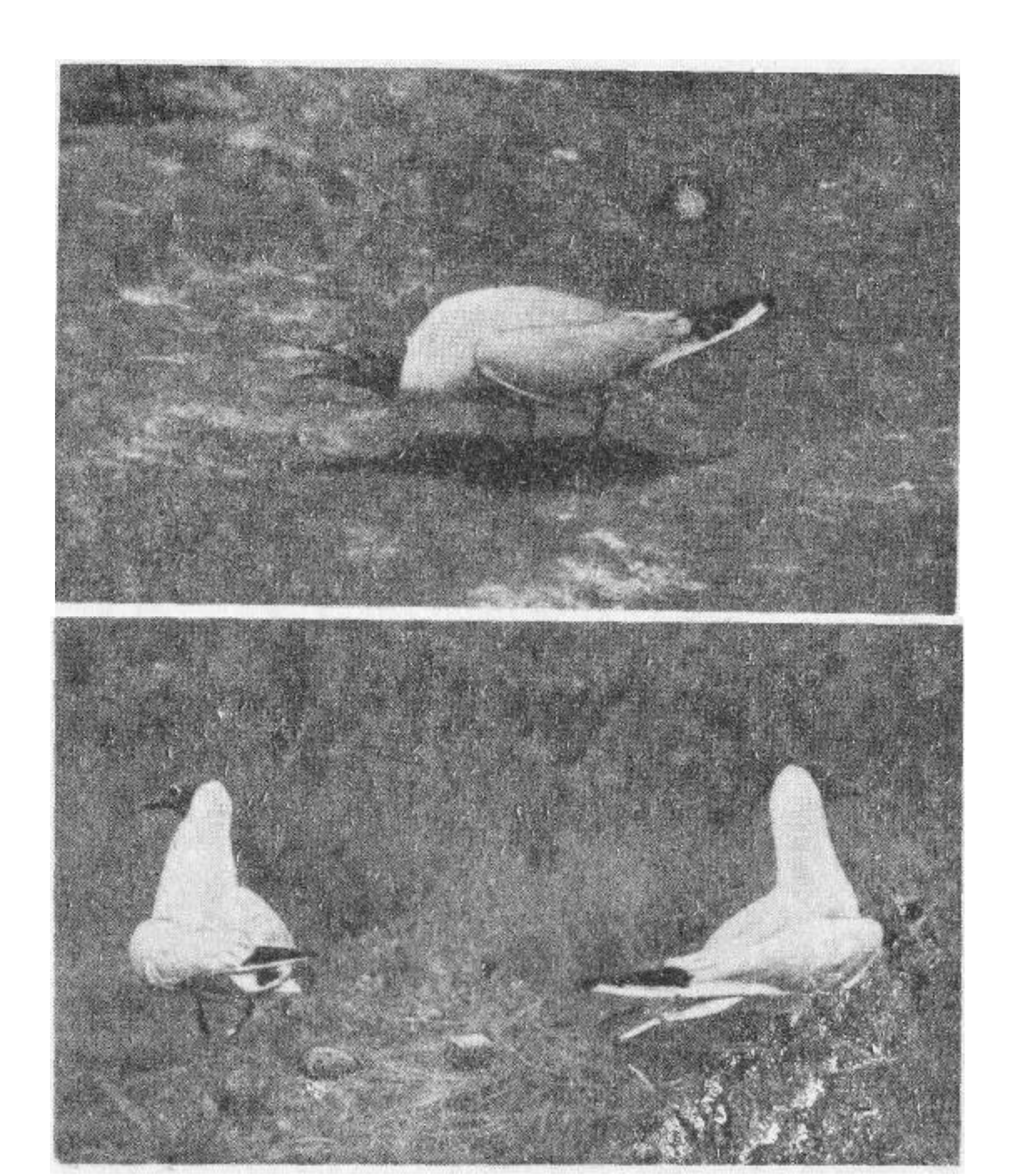
Указатель латинских названий животных

Vanessa io (энт.) 57



Вкладка 1.

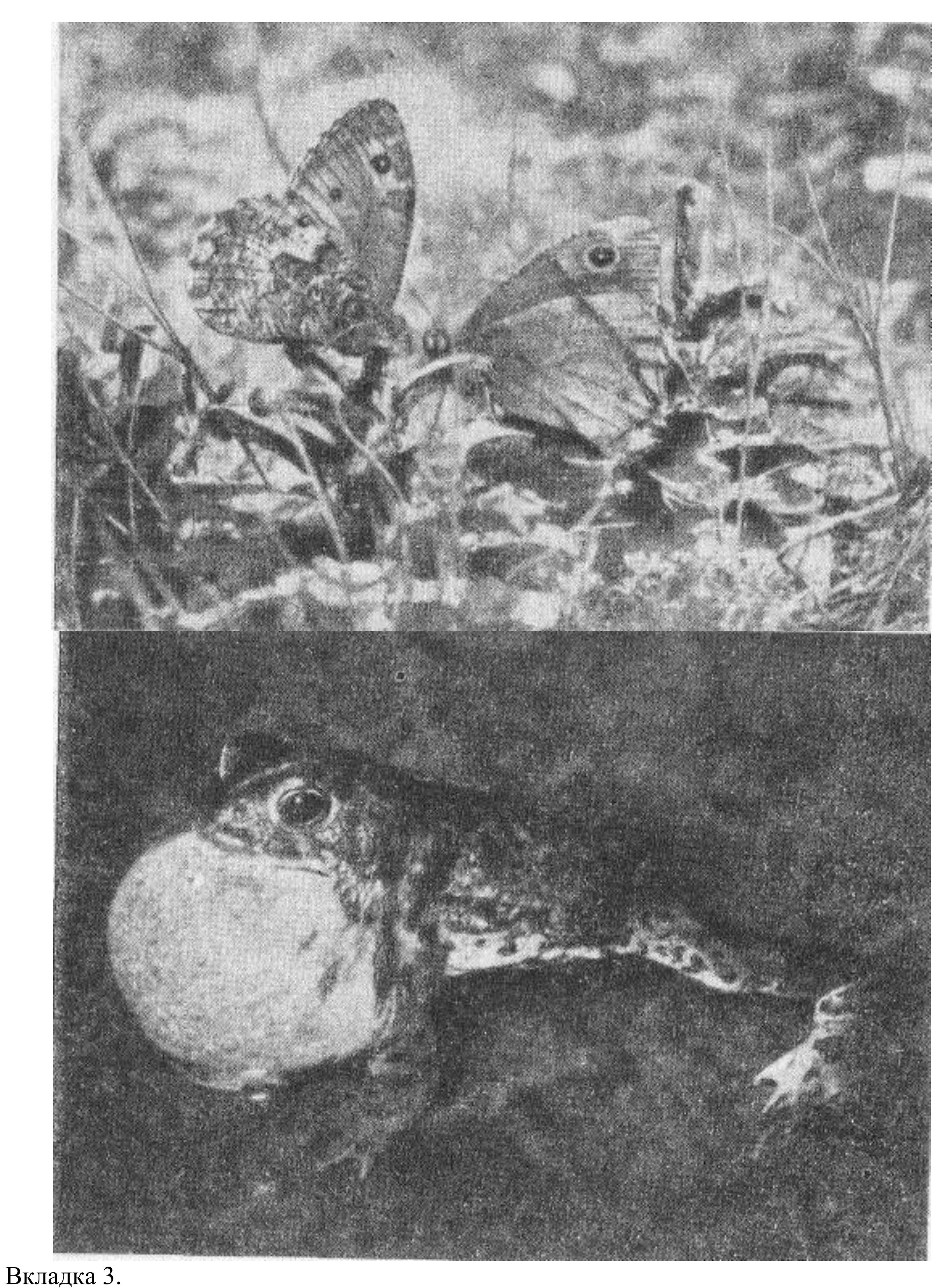
Самец трехиглой колюшки, принимающий угрожающую позу перед своим отражением в зеркале.



Вкладка 2.

Вверху . «Впередсмотрящая» поза угрозы обыкновение чайки.

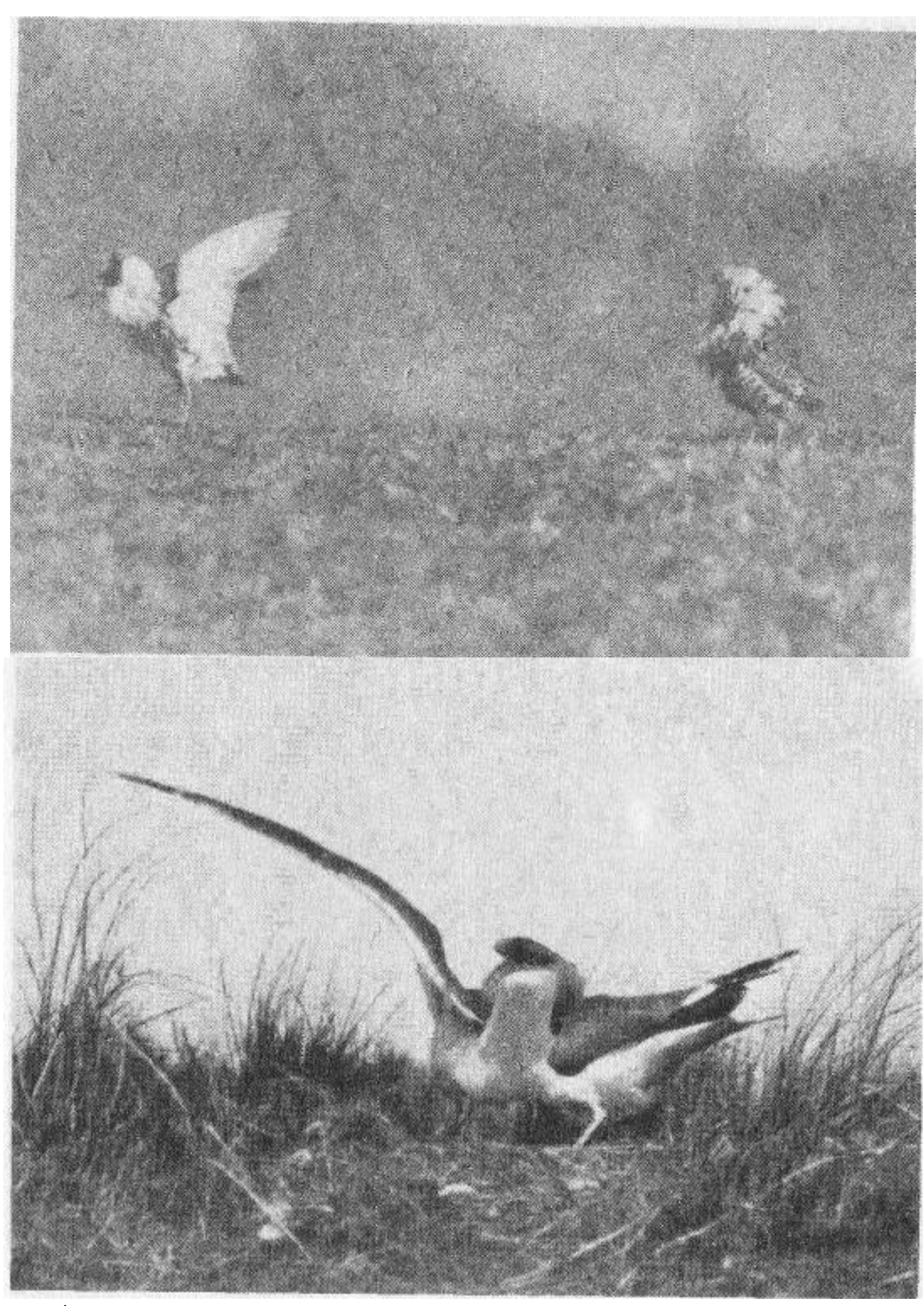
Внизу . «Отмашка головой» у обыкновенной чайки.



Вкладка 3.

Вверху . Самец сатира Семела (слева), ухаживающий за самкой родственного вида Hipparchia statylinus.

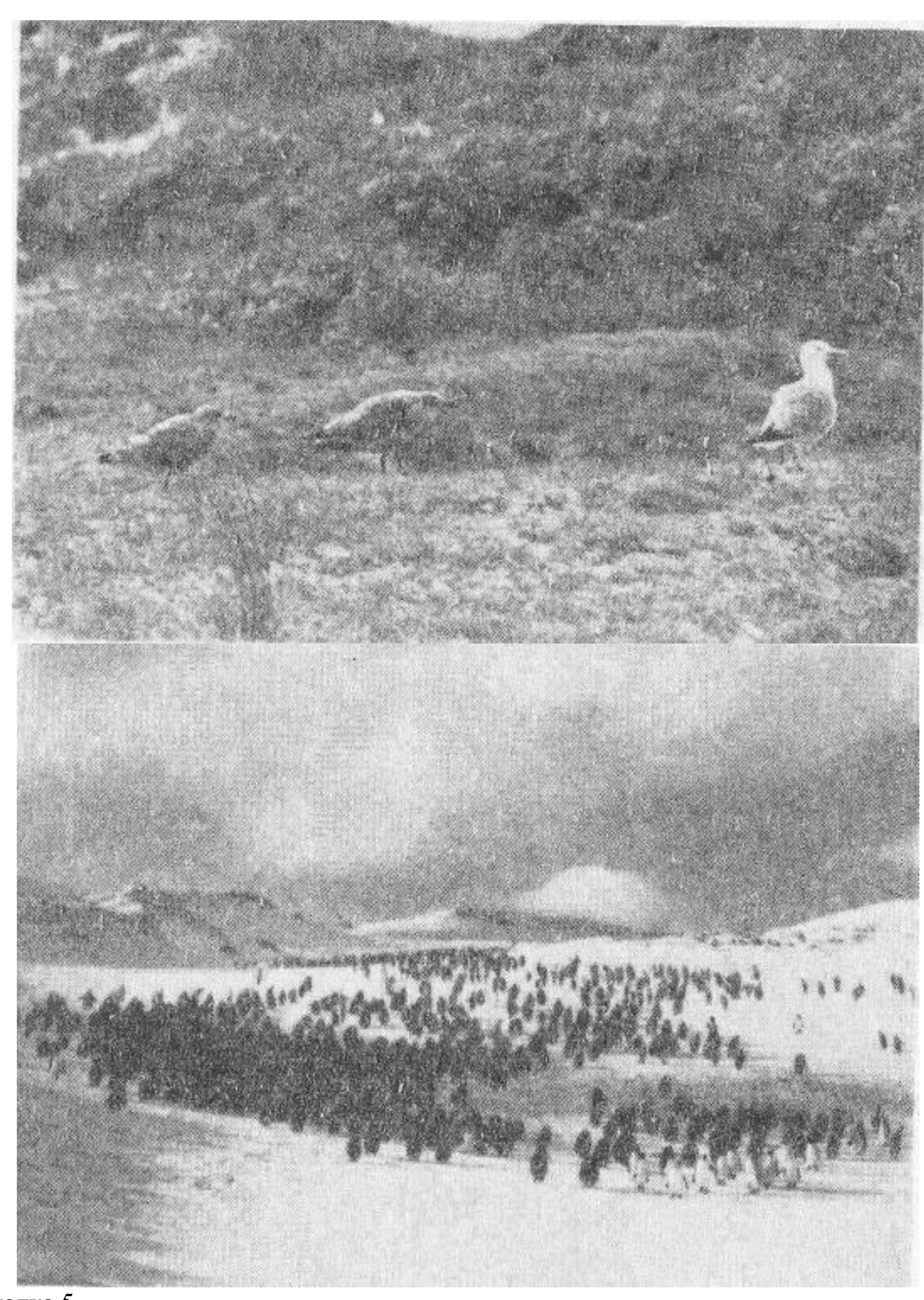
Внизу . «Поющий» самец вонючей жабы.



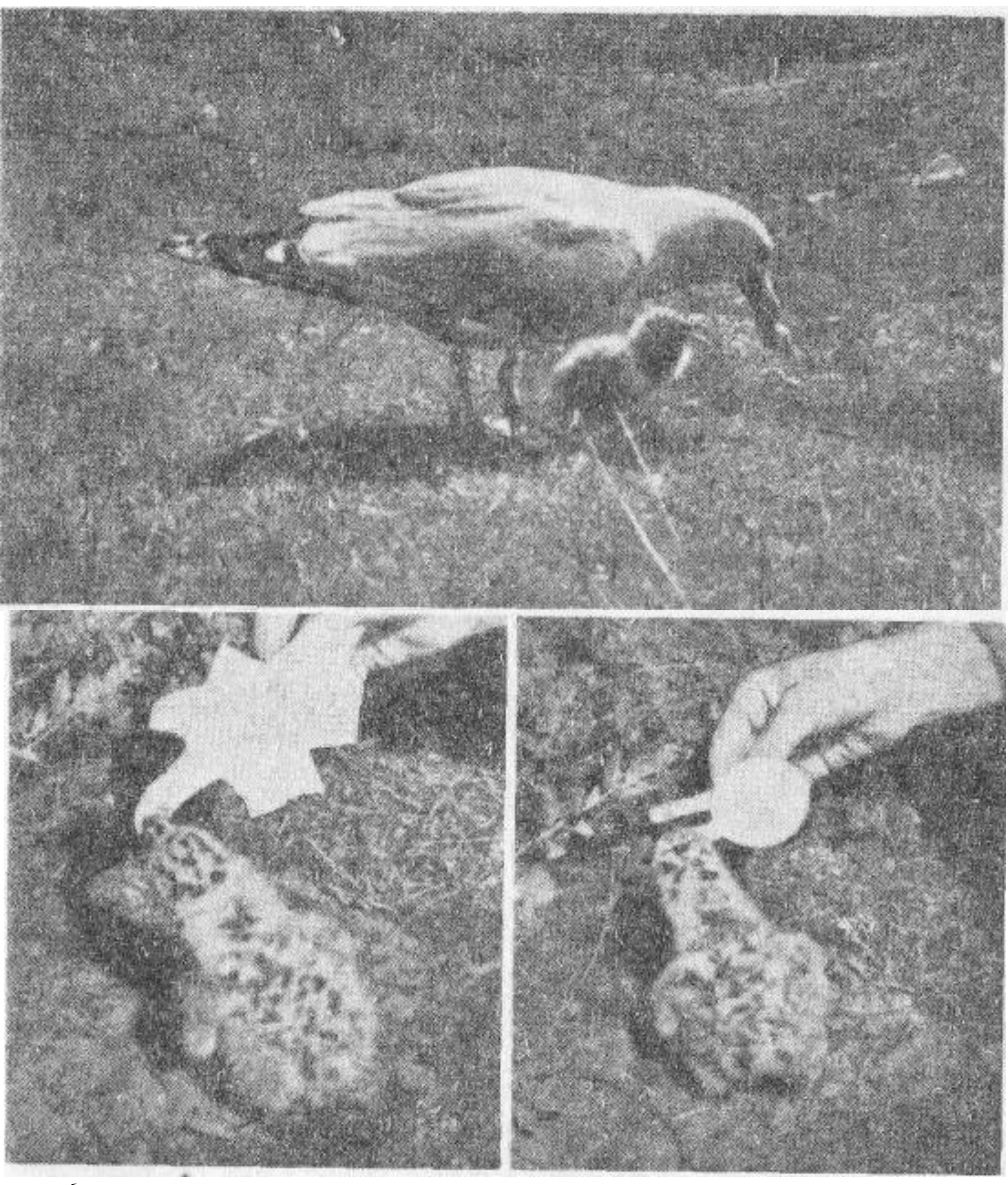
Вкладка 4.

Вверху . Самцы турухтана на «току». Самец слева демонстрирует белую нижнюю сторону крыльев, реагируя таким образом на находящуюся вдалеке самку.

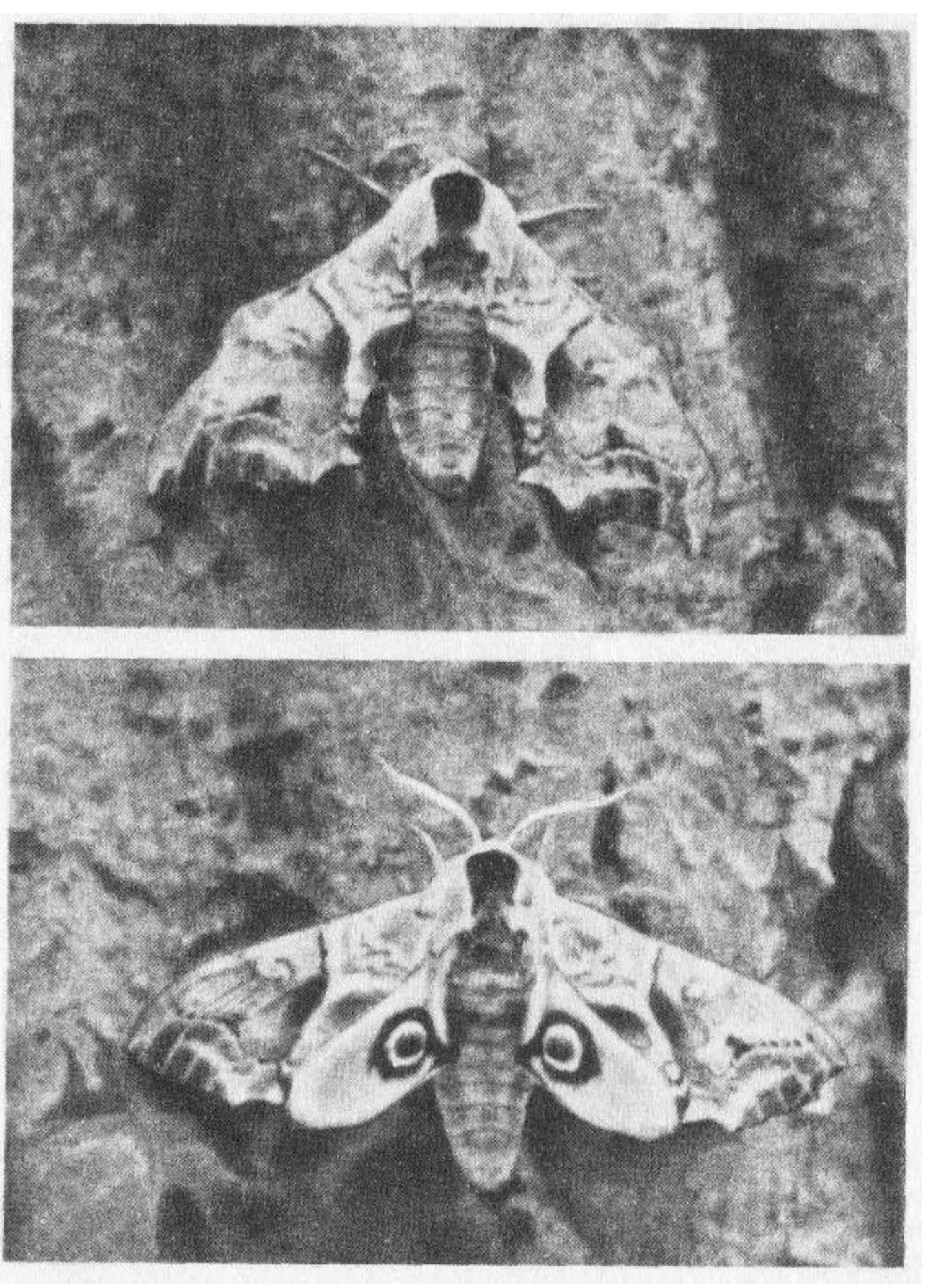
Внизу . Необычная смена насиживания у гнезда клуши. Птица, пришедшая сменить партнера (справа), пытается вытолкнуть его из гнезда.



Вкладка 5.
Вверху . Поза подчинения молодых серебристых чаек *(ск-ва)*.
Внизу . «Ясли» патагонского пингвина на Южной Георгии.



Вкладка 6.
Вверху . Серебристая чайка кормит птенца.
Внизу . Эксперименты с макетом головы серебристой чайки.
Слева . «Голова» ненормальной формы.
Справа . Два «клюва» на одной «голове». Птенец клюет нижний из них.



Вкладка 7.

Вверху . Глазчатый бражник в покое.

Внизу . Глазчатый бражник, демонстрирующий после прикосновения «глазные пятна» на задних крыльях.



Вкладка 8.

Гусеницы бабочки Euchelia jacobaeae с настоящей предупреждающей окраской. У хищников нет на них врожденной реакции избегания, но они научаются распознавать цветной узор как признак несъедобности.